Biosystematische Revision einiger Silene-Arten (Caryophyllaceae) der Balkanhalbinsel (Griechenland)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

des

Fachbereiches Biologie (23)

der

Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Volker Melzheimer

aus Berlin-Lichterfelde

1976

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Gutachter: Prof. Dr. J. Damboldt

2. Gutachter: Prof. Dr. Chr. Leuckert

Tag der Promotion: 28. Mai 1976

Bot. Jahrb. Syst.	98	1	1—92	Stuttgart, 14. Mai 1977

Biosystematische Revision einiger Silene-Arten (Caryophyllaceae) der Balkanhalbinsel (Griechenland)

Von

Volker Melzheimer

Mit 23 Abbildungen, 3 Karten und 1 Tabelle im Text

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung 1
2. Material und Methoden 3
3. Morphologischer Teil 4
3.1 Darstellung der diagnostisch wichtigsten Merkmale im Vergleich zu bekannten Bearbeitungen in entsprechenden Floren 4
3.2 Merkmalsbereiche 7
3.21 Wuchsform 7
3.22 Infloreszenzen 8
3.23 Blätter (Laub-, Stengel- und Tragblätter) 9
3.24 Blüten (Kelchform, Kelchnerven, Petalen, Androeceum, Gynoeceum, Pollen, Anthophor, Kapsel 20
3.25 Samen 23
3.26 Cytologie 24
4. Systematisch-taxonomischer Teil 24
4.1 Sektion Sclerocalycinae: *S. reichenbachii, S. radicosa, S. oligantha* . . 25
4.2 Sektion Brachypodae: *S. flavescens, S. thessalonica, S. congesta, S. cephallenia, S. paeoniensis* 39
4.3 Sektion Suffruticosae: *S. multicaulis, S. linifolia* 57
5. Kreuzungsexperimente 67
5.1 Allgemeine Darstellung 67
5.2 Ergebnisse 71
6. Diskussion 77
Zusammenfassung 84
Summary 86
Literaturverzeichnis 88

1. Einleitung

Die Gattung *Silene* L. ist mit ca. 400 Arten eine der größten Gattungen innerhalb der Familie der Caryophyllaceae. Während die Stellung und Abgrenzung der Gattung *Silene* als geklärt angesehen werden kann, ist inner-

halb der Unterfamilie der Silenoideae — insbesondere bei den § Lychnideae — die Abgrenzung der einzelnen Gattungen noch nicht endgültig entschieden. Ebenso sind die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Gattungen der einzelnen Unterfamilien und die Stellung der Unterfamilien zueinander noch in vieler Hinsicht ungeklärt. Weiterhin fehlen auch vielfach noch objektive Kriterien zur weiteren Untergliederung der Gattungen in Untergattungen, Sektionen und eventuell in Serien.

Auch innerhalb der Gattung *Silene* wurden von den einzelnen Autoren verschiedene Gruppierungen vorgenommen, was auf eine unterschiedliche Bewertung der einzelnen Merkmalsbereiche zurückzuführen ist. Wenn auch die Bearbeitungen der Gattung *Silene* in der Flora Europaea und in der Flora of Turkey zunächst den Eindruck erwecken könnten, daß die einzelnen Arten aus den angeführten Florenbereichen in ihrer taxonomisch-systematischen Stellung bekannt seien, machen doch die zahlreichen, kritischen Anmerkungen der Autoren deutlich, daß weitere Untersuchungen nötig sind.

Im folgenden soll daher versucht werden, für mehrere *Silene*-Arten der Balkanhalbinsel

— einen objektiven Merkmalskomplex zu schaffen, nach dem die einzelnen Sippen möglichst eindeutig systematisch-taxonomisch identifiziert werden können und
— verwandschaftliche Beziehungen innerhalb der auftretenden Sippenkomplexe zu erforschen und aufzuzeigen.

Gerade die Balkanhalbinsel gehört zu den Gebieten Europas, die z. T. auch heute floristisch-taxonomisch wenig erforscht sind. Dies trifft insbesondere auch für die *Silene*-Arten der Balkanhalbinsel zu. So zitiert Turill (1929) für den genannten Florenbereich 418 Arten der Caryophyllaceae mit allein 103 Arten der Gattung *Silene*. Die Gattung *Silene* wird nach Turill (1929) nur noch von der Gattung *Centaurea* mit 171 Arten übertroffen.

An eine Bearbeitung mehrerer *Silene*-Arten der Balkanhalbinsel unter der genannten Zielsetzung müßten sich dann in der Folge übergreifende Untersuchungen von benachbarten Ländern der Balkanhalbinsel und des Vorderen Orients anschließen, wie sie z. B. schon für *Galium graecum* — *Galium canum* von Ehrendorfer (1958, 1971) vorliegen.

In der vorliegenden Arbeit werden die folgenden *Silene*-Arten untersucht[1]:

Sektion Sclerocalycinae: *S. reichenbachii, S. radicosa, S. oligantha*
Sektion Brachypodae: *S. flavescens, S. thessalonica, S. congesta, S. cephallenia, S. paeoniensis*
Sektion Suffruticosae: *S. multicaulis, S. linifolia.*

---

[1] Die Zuordnung der Arten zu den drei Sektionen wurde im wesentlichen nach der Bearbeitung von Chater & Walters (1964) in der „Flora Europaea" vorgenommen.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. J. Damboldt bin ich für seine stete Unterstützung und seinen wertvollen Rat wie auch für das Thema zu großem Dank verpflichtet. Für Anregungen und Diskussionen habe ich Herrn Prof. Dr. D. Phitos (Patras) zu danken. Herrn Prof. Dr. T. Wraber (Ljubljana) danke ich für die hilfsbereite Unterstützung beim Auffinden der Fundortsangaben von *S. paeoniensis*. Mein Dank gilt ferner allen jenen, die mir für die Arbeit ihre Privatherbarien und z. T. auch lebende Pflanzen zur Verfügung stellten, es sind: Herr Prof. Dr. K. H. Rechinger (Wien), Herr Prof. Dr. J. Damboldt (Berlin), Herr T. Raus (Münster) und Fräulein U. Matthäs (Berlin). Außerdem habe ich Herrn Prof. Dr. J. Helmcke (Berlin) dafür zu danken, in dem Institut für Elektronenmikroskopie arbeiten zu dürfen, ebenso Herrn R. Rau für seine Geduld und sein Geschick während der Untersuchungen am Raster-Elektronenmikroskop, sowie Frau I. Künzel und Herrn H. Lünser für die sorgfältige und immer hilfsbereite Assistenz und schließlich Frau H. Hegi für das Schreiben des Manuskriptes.

Meinen Eltern, die mir diese zweite Ausbildung ermöglichten, sowie meiner Frau, die neben anderen Entbehrungen auch die Strapazen der Sammelreisen nicht scheute, gehört mein besonderer Dank.

Die Sammlungen folgender Institute und Museen wurden teilweise oder vollständig untersucht[2]: ATH, ATHU, B, BM, FI, G, GOET, K, M, OXF, JE, UPA, W, WU, Z. Den Herren Direktoren und Vorständen der angeführten Museen und Institute sei für ihr Entgegenkommen bei der Entleihung bzw. für die Arbeitsmöglichkeiten herzlich gedankt.

2. Material und Methoden

Auf ausgedehnten Sammelreisen durch das griechische Festland und den Peloponnes sowie südliche Teile Jugoslawiens wurden in den Jahren 1972—1975 Samen und Belegexemplare aller untersuchten Arten gesammelt. Die Anzucht der „Wildpflanzen" von der Aussaat bis zu blühenden Pflanzen und darüberhinaus erfolgte nach gärtnerischen Methoden und konnte von mir selbst durchgeführt werden. Bei der Kultivierung wurde versucht, weitgehendst natürliche Bedingungen zu schaffen. Als Kulturflächen standen ein sehr sonniges Gewächshaus (2 m × 3 m) und ein mehr schattiges (3 m × 6 m) sowie ein Frühbeetkasten zur Verfügung. Die unterschiedlichen Standortsqualitäten ließen sich dadurch ausgleichen, daß Pflanzen einer Kulturnummer zumindest auf beide Gewächshäuser, z. T. aber auch noch auf den Frühbeetkasten verteilt wurden. Durch diese Verteilung der Pflanzen einer Kulturnummer konnten

1. Totalausfälle aufgrund ungünstiger Bedingungen verhindert und
2. alljährlich Pflanzen zum Blühen gebracht werden.

Der Fortgang der Kreuzungsexperimente war dadurch gesichert. Lediglich bei den Pflanzen der *Silene reichenbachii* war im 2. Kulturjahr ein Totalausfall infolge unbekannter Ursachen zu verzeichnen. Hinsichtlich der

[2] Die Abkürzungen sind dem „Index herbariorum" (Regnum Vegetabile 92, 6. Aufl., Utrecht) entnommen, mit Ausnahme der folgenden für die Privatherbarien von Rechinger, Wien = Rech.; Damboldt, Berlin = Damb.; Raus, Münster = Ra.; Melzheimer, Berlin = Me.

jährlichen Blütenentwicklung waren nur die alpinen Arten der *S. saxifraga*-Gruppe problematisch, d. h. hier war infolge von Überwinterungsschwierigkeiten nur eine spärliche oder keine Blütenentwicklung zu erreichen.

Mit den blühenden Pflanzen wurden in den Jahren 1973—1975 Kreuzungsexperimente durchgeführt. Dafür mußten die zwittrigen Blüten kastriert (Entfernen der Antheren vor der Anthese) und anschließend mit Pergamenttüten vor unkontrollierter Bestäubung geschützt werden. Von unkastrierten Blüten konnte der Pollen leicht in Petrischalen gesammelt und so auch noch über die Blütezeit der jeweiligen Art hinaus für Kreuzungsexperimente verwendet werden. Die Übertragung des Pollens auf die Narben erfolgte direkt von der Petrischale aus, und zwar gewöhnlich in den frühen Morgenstunden, da die Silenen blütenbiologisch zu den Nachtblühern gehören. Nach 3—5 Wochen wurden dann die ausgereiften Kapseln abgenommen und in Tüten gesammelt. Folgeaussaaten konnten aus Platz- und Zeitmangel noch nicht erfolgen.

Zur Nachprüfung der Pollenfertilität wurde reifer Pollen mit Lactophenol-Baumwollblau angefärbt. Die cytologischen Untersuchungsmethoden sind schon in einer früheren Arbeit ausführlich dargestellt worden (Melzheimer 1974). Für die Untersuchungen stand ein Zeiss-Mikroskop Standard R, ein Wild-Stereomikroskop und ein Scanning-Elektronenmikroskop vom Typ Marka II A Stereoscan der Firma Cambridge Scientific Instruments Ltd. mit angeschlossener Photographiereinrichtung zur Verfügung.

Herbarbelege aller untersuchten Arten liegen z. Z. noch in meinem Privatherbar, später dann in M, GOET, ATH, ATHU, G, K, UPA und W.

3. Morphologischer Teil

3.1 Darstellung der diagnostisch wichtigsten Merkmale im Vergleich zu bekannten Bearbeitungen in entsprechenden Floren

Die Beschreibung des Genus *Silene* von Linné (Genera Plantarum 1754, 5. Ed. p. 193 n. 503) ist hinsichtlich der gespaltenen Petalen, der Nektarien und der Septen der Kapsel zu korrigieren und bezüglich des Anthophors, der Kelchadern, der Infloreszenz und der Wuchsform zu erweitern. Doch bevor die morphologischen Merkmale im einzelnen abgehandelt werden, soll eine tabellarische Übersicht (Tab. 1) in einer Auswahl die historischen und gegenwärtigen Bearbeitungen der Gattung *Silene* veranschaulichen. In der Tabelle sind die wichtigsten diagnostischen Merkmale angeführt. Die einzelnen Ziffern geben den Stellenwert des betreffenden Merkmals für den jeweiligen Autor an (das wichtigste Merkmal ist mit 1 gekennzeichnet, das zweitwichtigste mit 2 usw.). Die aufgeführten Autoren haben entweder durch die Berücksichtigung neuer Merkmale eine neue Gruppierung vorgenommen oder die Gattung *Silene* in größeren Florenwerken bear-

beitet. Da Rohrbach (1868) als einziger von den genannten Autoren die ganze Gattung revidiert hat, ist hier in der Tabelle eine Zäsur vorgenommen worden. Sie veranschaulicht, daß die Autoren vor Rohrbach (1868) jeweils unter Verwendung eines neuen Merkmals die Gruppierung der Gattung oder der Gattungen innerhalb der Tribus verändert haben. So ist z. B. die Bewertung des Samenmerkmals bei Fenzl (1839) ein Tribusmerkmal und bei Willkomm (1853) und Rohrbach (1868) ein Art- und Serienmerkmal. Aus diesem Grund ist die Wertung der Merkmale bei Fenzl (1839) und Braun (1843) nicht ohne Einschränkung auf die der übrigen Autoren zu übertragen. Da sie aber auf wichtige Merkmale erstmals hingewiesen haben, wurden sie in die Tabelle aufgenommen. Das Merkmal der Knospenlage der Petalen tritt danach auch nur noch bei Rohrbach (1868) auf, der ein Schüler A. Brauns war, und bei Ascherson & Graebner (1929) sowie bei Pax & Hoffmann

Tabelle 1. Bewertung der diagnostisch wichtigsten Merkmale bei verschiedenen Autoren (Erläuterungen s. S. 5 ff.).

AUTOREN / Morphologische Merkmale – Gliederung der Gattung Silene	Inflorescenz	Blätter	Kelch: Form	Kelch: Nerven	Blüten: Knospenlage d. Petalen	Blüten: Petalen	Blüten: Anthophor	Blüten: Griffel	Kapsel: Form/Anzahl d. Zähne*	Kapsel: Septen	Samen: Samenoberfl.	Samen: Lage des Keimlings	Wuchsform ○ ◎ 24	Untergattung	Sektion	Serie	Arten	Referenzen
1 OTTH (1824) (DC. PRODR. Vol. 1)	1		2	3											8		73	
2 FENZL (1839) (ENDL. Gen. Pl.)									1		1	1		[Trib. Lychnideae 7 Gattungen]				1
3 BRAUN (1843)				2	1	3			2	3	3	4		[Trib. Lychnideae 11 Gattungen]				2
4 GODRON (1847)	1		2	3	3					2					4		168	2 3
5 WILLKOMM (1853)	5		2	2	2	3					1		4		3 4		73	1 3 5
6 BOISSIER (1867) (Flora Orientalis Vol. 1)	3		1	1				2		4	3	2	3					3 4
7 ROHRBACH (1868) Monographie	3		1	2	2	4		3			1		4		2•2 3	25	288	1 2 3 4 5 6
8 WILLIAMS (1896)	2	5	1	2		3					2		3		3 3	22	390	1 2 3 4 5 6 7
9 ASCHERSON & GRAEBNER (1929)	2		1	2	3	3					4	3	3		2			3 8 u.a.
10 PAX & HOFFMANN (1934) (Nat. Pfl. fam.)	2		1	2	3	3					3		2		3 4	28 ••		1 5 7 8 u.a.
11 SHISHKIN (1936) (Flora USSR. Vol. 6)	2	5	1	3		2	4						4		4 17	32	153	1 7 8 u.a.
12 CHOWDHURI (1957)	2	2	1	3		3	5		4				3		44	44 ••	443	7 8
13 CHATER & WALTERS (1964) (Flora Europaea Vol. 1)	1		1	3			2	3	4		3		3		28		166	7 8 12
14 COODE & CULLEN (1966) (Flora Turkey Vol. 2)	1	3	1	4		2	5		3				3		30		119	7 10 12
15 MELZHEIMER	3	5	1	1		3	2				2		3					

*im Verhältnis zur Griffelzahl ••Sub. Sektionen

H. Lützow 76

(1934), die bei ihren Bearbeitungen im wesentlichen Braun oder Rohrbach folgten. Ebenso tritt das Merkmal der Ovarseptierung (Anzahl und Ausbildung der Septen) in der Tabelle bei den Autoren nach Boissier (1867) nicht mehr auf, da es hauptsächlich zur Abgrenzung der Gattung *Melandrium* und *Silene* verwendet wurde. Die Gattung *Melandrium* ist aber ein Beispiel dafür, zu welchen taxonomischen Konsequenzen es führen kann, wenn eines von mehreren Merkmalen überbewertet wird. — Aufgrund anderer Merkmale ist die Gattung *Melandrium* — wie auch schon von Linné — später von Chowdhuri (1957) wieder der Gattung *Silene* zugeordnet worden.

Bei den Autoren nach Rohrbach (1868) wird deutlich, daß alle die Form des Kelches als das wichtigste Merkmal ansehen. Kleinere und zum Teil größere Abweichungen ergeben sich jedoch bei den übrigen diagnostischen Merkmalen, bezogen auf die Rangfolge der Merkmale bei Rohrbach (1868) und auch bei Boissier (1867). Besonders auffällig ist, daß die Samenoberfläche praktisch nicht mehr als Merkmal verwendet wird, obwohl Rohrbach (1868) diese als das wichtigste Artmerkmal hervorhebt. Weiterhin wird offensichtlich, daß dem Infloreszenzmerkmal sowohl von Chater & Walters (1964) als auch von Coode & Cullen (1966) die gleiche Bedeutung wie dem Kelchmerkmal zugesprochen wird. Aufgrund meiner eigenen Untersuchungen und meiner bisherigen Kenntnis der Gattung *Silene* (siehe auch Tab. 1 Nr. 15) ist die Infloreszenz nicht zu den wichtigsten Merkmalen zu rechnen. Dagegen bin ich hinsichtlich des Anthophormerkmals der gleichen Meinung wie Chater & Walters (1964). In der Bewertung der übrigen Merkmale vertrete ich den gleichen Standpunkt wie Boissier (1867) und Rohrbach (1868), d. h. die Kelchnerven sind m. E. ein ebenso wichtiges Merkmal wie die Kelchform. Die Bedeutung des Samenmerkmals (Form der Testazellen, s. Abb. 3) kann ich, gestützt auf umfangreiche Untersuchungen — bekräftigen. Wie später noch ausgeführt wird, ist es ein ausgezeichnetes Artmerkmal. Im Falle von *Silene congesta* ist es sogar als ein Unterartmerkmal zu verwenden.

Am ungünstigsten erscheint mir die Wertung der Merkmale bei Chowdhuri (1957), der zwar die Kelchform auch hoch bewertet, aber in der Auswahl und Bewertung der übrigen Merkmale doch relativ erheblich von den anderen Autoren abweicht. Seine Einteilung der Gattung in 44 Sektionen und die Bildung von 44 Untersektionen ist daher unbefriedigend. Ausgehend von der Bearbeitung von Williams (1896) hatte Chowdhuri (1957) die Absicht, die Sektionen — soweit als möglich — nach ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen zu ordnen. Dies führte jedoch lediglich dazu, daß so nahe verwandte Arten wie z. B. *Silene multicaulis* und *Silene genistifolia* getrennt wurden. *Silene multicaulis* ordnet Chowdhuri (1957) der Sektion Auriculatae, Untersektion Saxifragae zu, während *Silene genistifolia* zur Sektion Chlorantae Untersektion Coronatae neben *Silene reichenbachii* und *Silene radicosa* u. a. gestellt wird. Dieses eine Beispiel veranschaulicht, daß es umfangreicher biosystematischer Untersuchungen bedarf, um

1. verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb bestimmter Formenkomplexe zu erforschen,
2. einen abgesicherten Merkmalskomplex zu schaffen, nach dem eine Gruppierung in Sektionen und beispielsweise Untersektionen vorgenommen werden kann.

3.2 Merkmalsbereiche

Es folgen die für die systematische und taxonomische Bearbeitung relevanten Merkmale. Dabei werden die allen Arten gemeinsamen Merkmale vorangestellt und abweichende entsprechend den Sektionen angeführt.

3.21 Wuchsform

Alle hier behandelten Arten sind ausdauernd. Nach der Wuchsformen-Differenzierung von Meusel (1970) sind drei Typen zu unterscheiden (vgl. Abb. 1):

1. immergrüner, niedriger bis sehr niedriger Halbstrauch, d. h. die überdauernden verholzten Abschnitte sind wesentlich verkürzt. An den langsam wachsenden, rosettenartig beblätterten Sprossen entwickeln sich seitlich die einjährigen Blütenstengel: *Silene cephallenia* (z. T.), *S. congesta;*

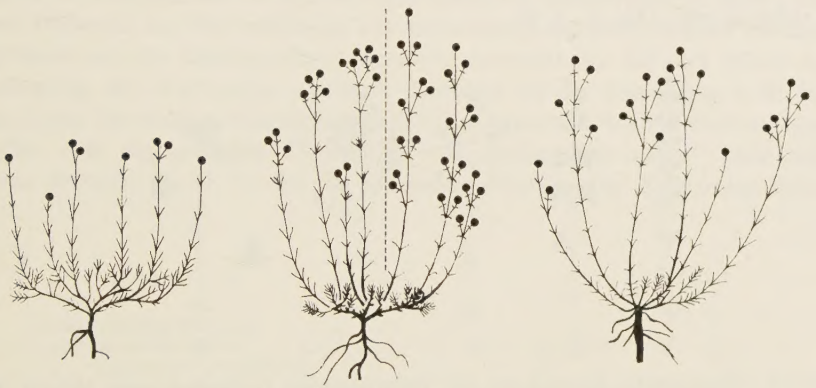


Abb. 1. Schematische Darstellung der Wuchsformen (verändert nach Meusel & Mühlberg, 1971). Erklärung der Ziffern siehe Text.

2. allorhize Pleiokormstaude mit einer Hauptwurzel und verholzten Sproßbasen; langsam wachsende, rosettenartig beblätterte, immergrüne Sprosse mit sich seitlich entwickelnden einjährigen Blütenstengeln: *Silene flavescens, S. thessalonica* (Abb. 1: 2, linke Hälfte), *S. paeoniensis, S. cephallenia* (z. T.) und alle genannten Arten der Sektion Sclerocalycinae (Abb.

1: 2, rechte Hälfte);

3. allorhize Pleiokormstaude mit rübenartiger Hauptwurzel und mit nur wenig gestreckten, wintergrünen, wenig verholzten Innovationstrieben. Die Stengel, die durch Streckung der Internodien zu Beginn der nächsten Vegetationsperiode aus diesen Trieben hervorgehen, schließen mit den Blüten ab. Durch diese unterschiedliche Internodienlänge steigen die Blütentriebe leicht bogig auf: alle genannten Arten der Sektion Suffruticosae.

3.22 Infloreszenzen

Die Arten aller 3 Sektionen haben komplexe Blütenstände, die den Rispen und Thyrsen zuzurechnen sind. Daher sind die in den Florenwerken häufig als Trauben bezeichneten Infloreszenzen aufgrund meiner eigenen Beobachtungen zu modifizieren. Nach Troll (1964, S. 79) „vermögen Rispen und Thyrsen (des geschlossenen Typs) aufgrund von Reduktion ihrer Partialinfloreszenzen auf die Endblüte nach der Traubenform zu konvergieren." Im folgenden sollen daher 3 Grundtypen unterschieden werden (vgl. Abb. 2):

1. botroide Rispe (Troll 1964) bei *Silene flavescens, S. thessalonica, S. paenoiensis,* z. T. *S. radicosa*-Gruppe, *S. reichenbachii* und bei allen Arten der Sektion Suffruticosae (vgl. Abb. 2: 3, 4).

2. botroider Thyrsus (Troll 1964) bei *Silene oligantha* und z. T. bei *S. radicosa* (vgl. Abb. 2 : 1, 2).

Abb. 2. Schematische Darstellung der Infloreszenzen (verändert nach Meusel & Mühlberg, 1971). Erklärung der Ziffern siehe Text.

3. Thyrsen oder Doppelthyrsen mit wickeligen, meist kopfig entwickelten Partialinfloreszenzen (Meusel & Mühlberg 1971) bei *Silene congesta* und *S. cephallenia* (vgl. Abb. 2: 5).

Die Internodien der Infloreszenzen sind bis auf *Silene radicosa, S. oligantha, S. flavescens* und *S. paeoniensis* mit Drüsenepidermis (Kolleteren) versehen, die zu Beginn der Blütezeit Leim absondert. Gewöhnlich ist die Drüsenepidermis auf die obersten (3) 4—5 Internodien beschränkt.

3.23 Blätter

Grundblätter

Form (siehe dazu Abb. 4: Blattumrißzeichnungen): Im wesentlichen sind 3 Formen zu unterscheiden:

— lineal bis schwach verkehrteiförmig, mit mehr oder weniger deutlicher Spitze endend; kein oder nur ein entsprechend schwacher Übergang von der Blattspreite in den Blattstiel: im wesentlichen alle Arten der Sektion Suffruticosae (Blattlänge von 8—35 mm und Blattbreite von 1—4,5 mm) und *Silene cephallenia* (Blattlänge von 45—70 mm und Blattbreite von 1,5—2,5 mm);

— mehr oder weniger verkehrteiförmig, ± allmählich in einer Spitze auslaufend. Relativ deutlicher Übergang von der Blattspreite in den Blattstiel: im wesentlichen alle Arten der Sektion Brachypodae (Blattlänge von 11—75 mm und Blattbreite von 2—11 mm) und *Silene reichenbachii* (Blattlänge von 32—85 mm und Blattbreite von 2—5 mm);

— spatelförmig, allmählich oder plötzlich in eine Spitze auslaufend, zuweilen mit einem Stachelspitzchen; deutlicher Übergang von der Blattspreite in den Blattstiel; Blattstiel relativ lang: alle Arten der Sektion Scleropodae (Blattlänge von 11—84 mm und Blattbreite von 3—10 mm).

Behaarung: Hier ist grundsätzlich zwischen der Behaarung von Blattspreite und Blattstiel einerseits und dem Blattrand andererseits zu unterscheiden. Während das Vorhandensein von zahlreichen, einfachen Haaren auf dem Blattstiel und der Blattspreite konstant ist, schwankt die Art und Weise der Behaarung des Blattrandes erheblich. Konstant ist die Behaarung z. B. bei den Arten der Sektion Brachypodae. Bei den Arten der Sektion Suffruticosae finden sich dagegen alle Übergänge von „tuberculato-scabra" über sehr kurze stumpfe Haare bis hin zu einfachen Haaren. Die Behaarungsdichte

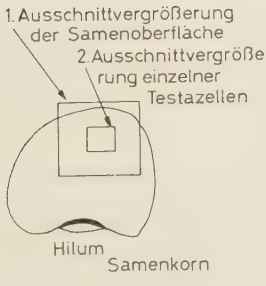


Abb. 3 a. Erläuterung siehe Text.

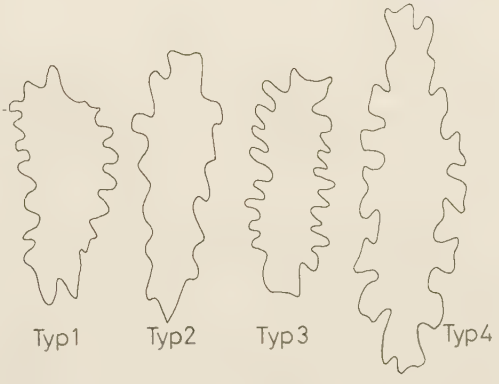


Abb. 3 b. Grundtypen von Testazellen.

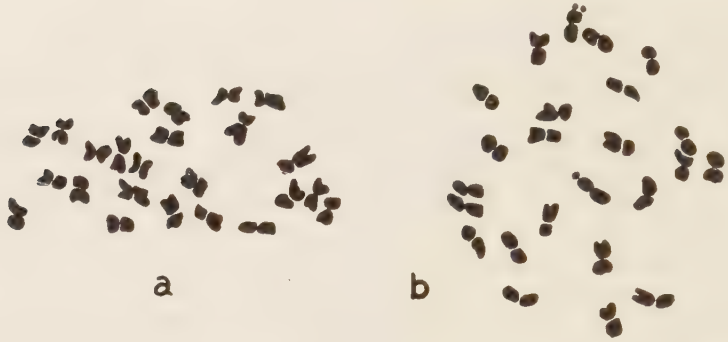


Abb. 5. Mitosen aus Wurzelspitzenzellen. a) S. *congesta* subsp. *congesta;* b) S. *multicaulis* subsp. *genistifolia.*

der Blätter ist jedoch sehr locker und z. B. nicht vergleichbar mit der von *Silene flavescens.*

Bei der Behaarung des Blattrandes sind folgende Möglichkeiten gegeben: einzellige, gerade Haare in dichtem oder lockerem Abstand; kurze oder längere Haare in sehr lockerer Abfolge; einfache, gekrümmte Haare und sehr dicht beieinanderstehend und schließlich sehr lange, z. T. sogar zottige Haare im Bereich des Blattgrundes.

Durch die Blattspreitenbehaarung haben alle Arten der Sektion Brachypodae und *Silene oligantha* der Sektion Sclerocalycinae — je nach Blattgrünfarbe — ein dunkelgrün-, grün- oder grüngelblich-weißes Aussehen. Die nicht oder nur sehr schwach behaarten Blätter der *Silene multicaulis* und der *Silene linifolia,* haben je nach Standort ein hellgrünes, dunkelgrünes, grüngraues oder grüngelbes Aussehen. Dagegen erscheinen die unbehaarten, grünen Blätter der Silene *radicosa*-Gruppe (mit Ausnahme von S. *oligantha*) mehr oder weniger glänzend.

Stengelblätter

Unabhängig von der Form der Laubblätter ist die Form der oberen Stengelblätter bei allen Arten mehr oder weniger linealisch. Sind die Laubblätter länglich, verkehrteiförmig oder spatelig, so treten im unteren Stengel-

Abb. 4. Blattumrißzeichnungen (ca. 1/2 natürl. Größe). a)—s) Grundblätter, t)/u) Stengelblätter. a) S. *reichenbachii;* b) S. *radicosa* subsp. *radicosa;* c) S. *radicosa* subsp. *rechingeri;* d) S. *radicosa* subsp. *pseudoradicosa;* e) S. *oligantha;* f) S. *flavescens;* g) S. *thessalonica* subsp. *thessalonica;* h) S. *thessalonica* subsp. *dictaea;* i) S. *congesta* subsp. *congesta;* k) S. *congesta* subsp. *moreana;* l) S. *cephallenia* subsp. *cephallenia;* m) S. *cephallenia* subsp. *epirotica;* n) S. *paeoniensis;* o) S. *multicaulis* subsp. *multicaulis;* p), q), t), u) S. *multicaulis* subsp. *genistifolia,* t), u) Stengelblätter; r) S. *linifolia;* s) S. *multicaulis* subsp. *stenocalycina.*

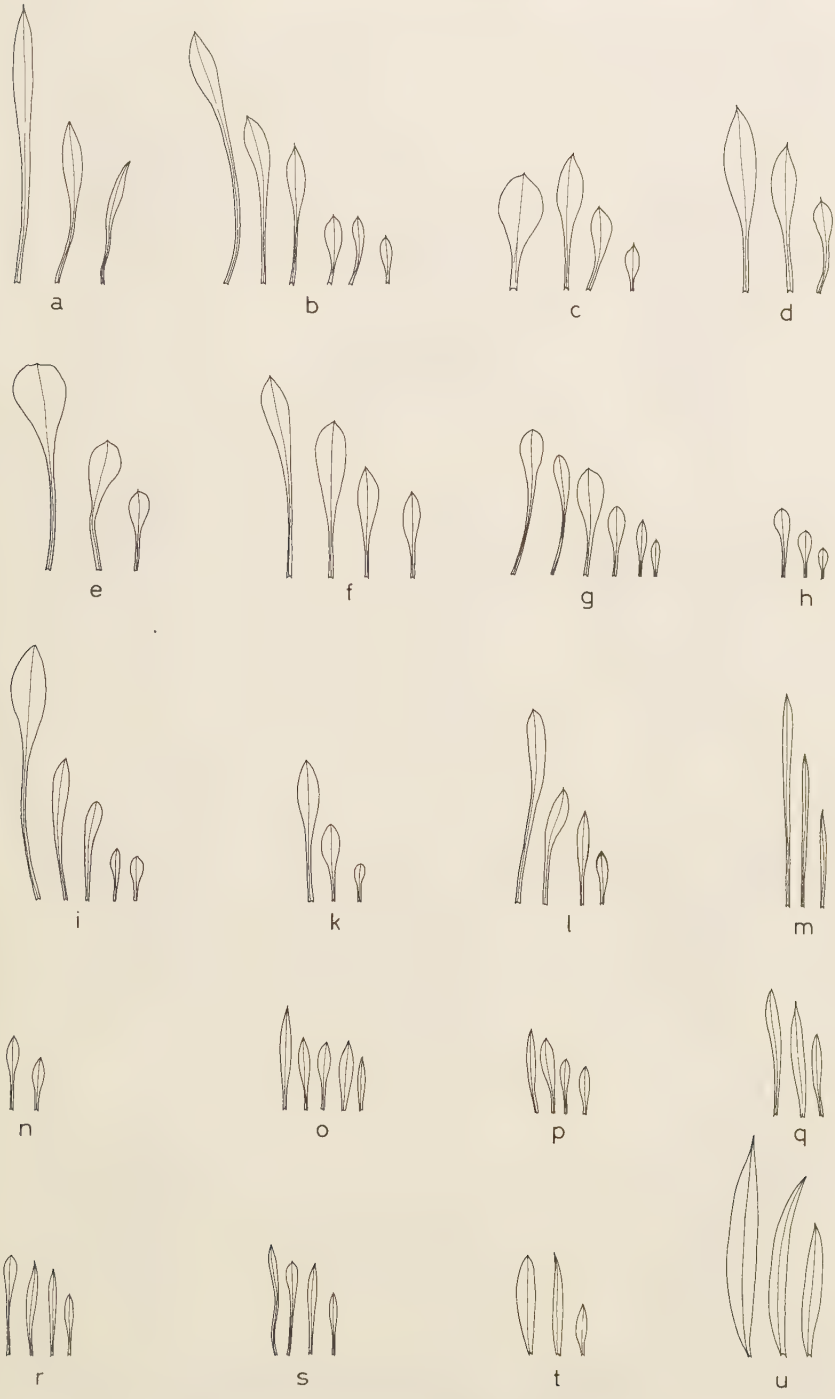


Abb. 4. Legende s. gegenüberliegende Seite.

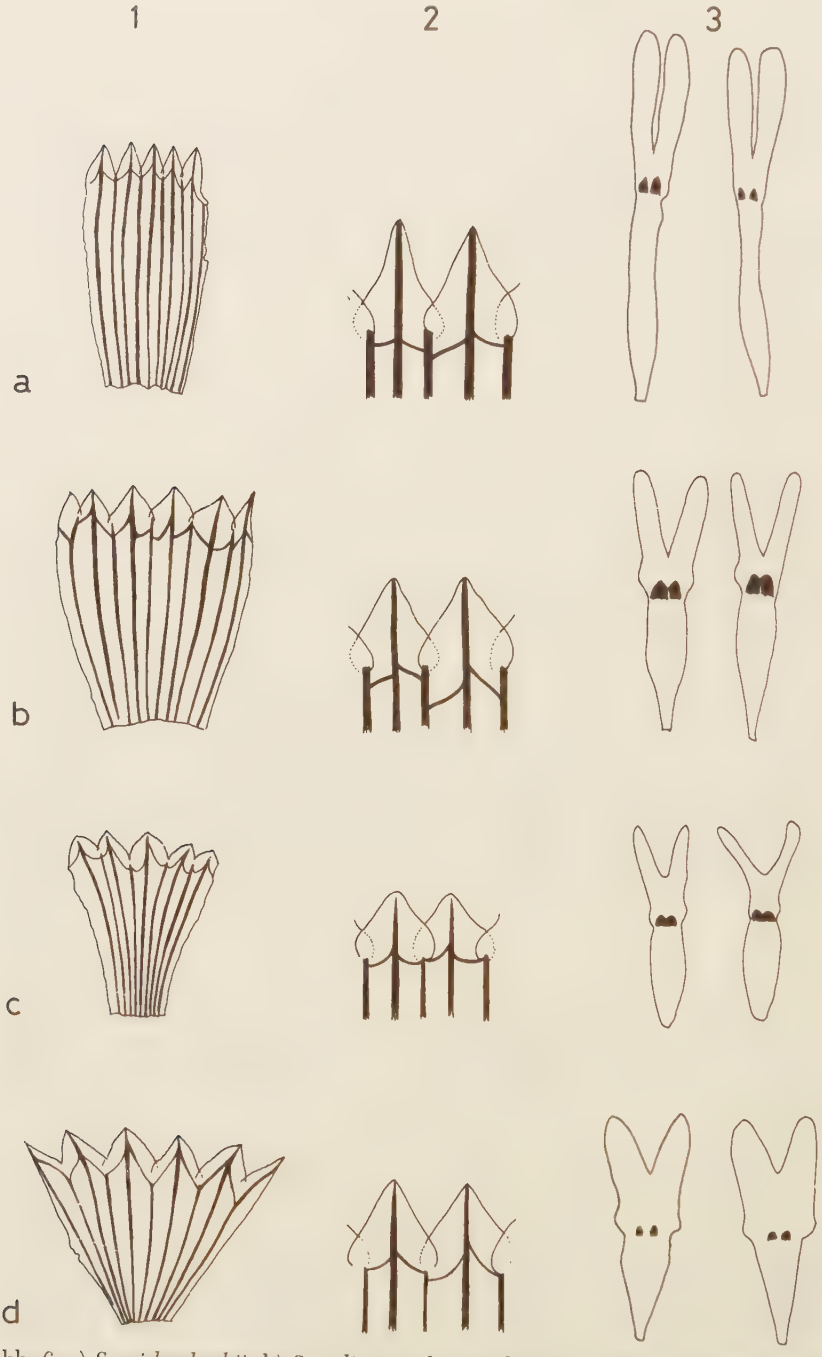


Abb. 6. a) *S. reichenbachii;* b) *S. radicosa* subsp. *radicosa; S. radicosa* subsp. *pseudo-radicosa;* d) *S. radicosa* subsp. *rechingeri;* 1. Kelchblätter (2×, 2. Kelchzipfel mit Kelchnerven (6,5×), 3. Blütenblätter (2×).

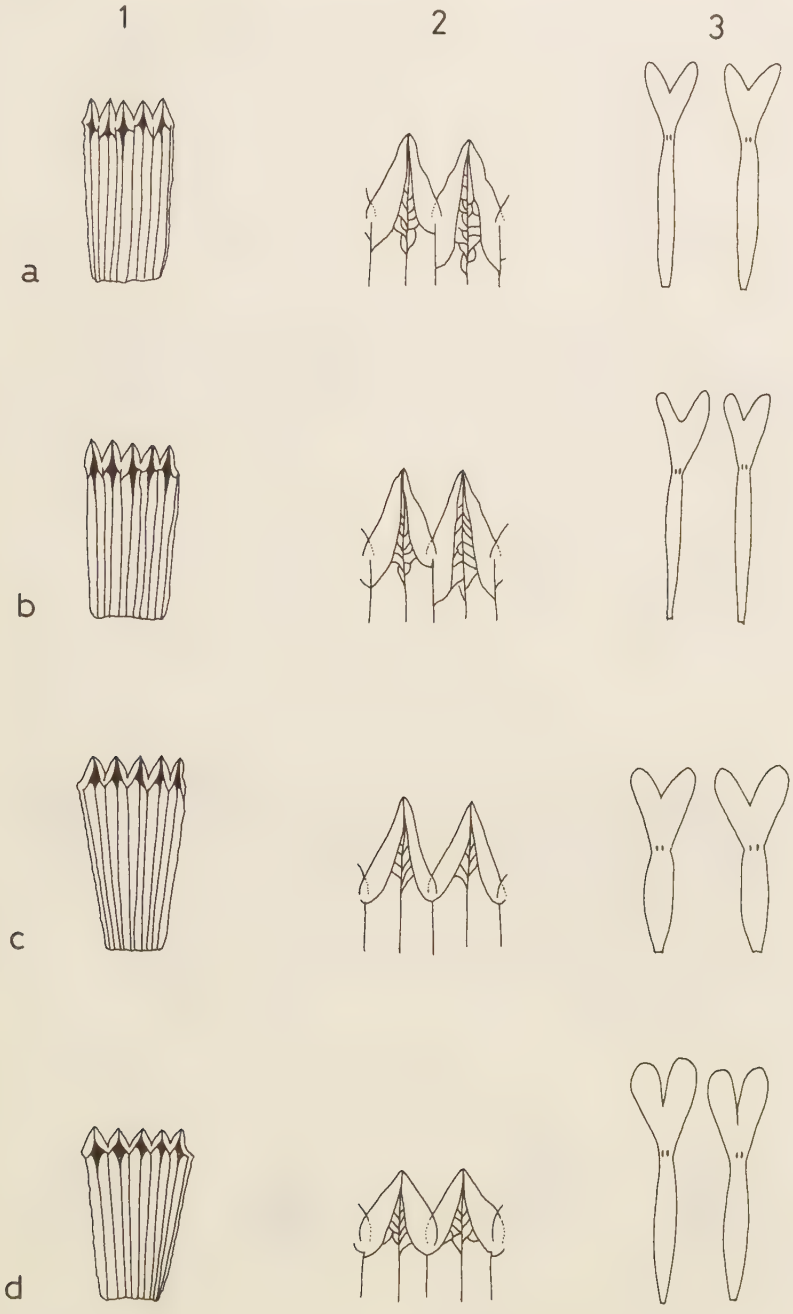


Abb. 7. a) *S. thessalonica* subsp. *thessalonica;* b) *S. thessalonica* subsp. *dictaea;* c) *S. paeoniensis;* d) *S. cephallenia* subsp. *epirotica;* 1. Kelchblätter (2×), 2. Kelchzipfel mit Kelchnerven (6,5×), 3. Blütenblätter (2×).

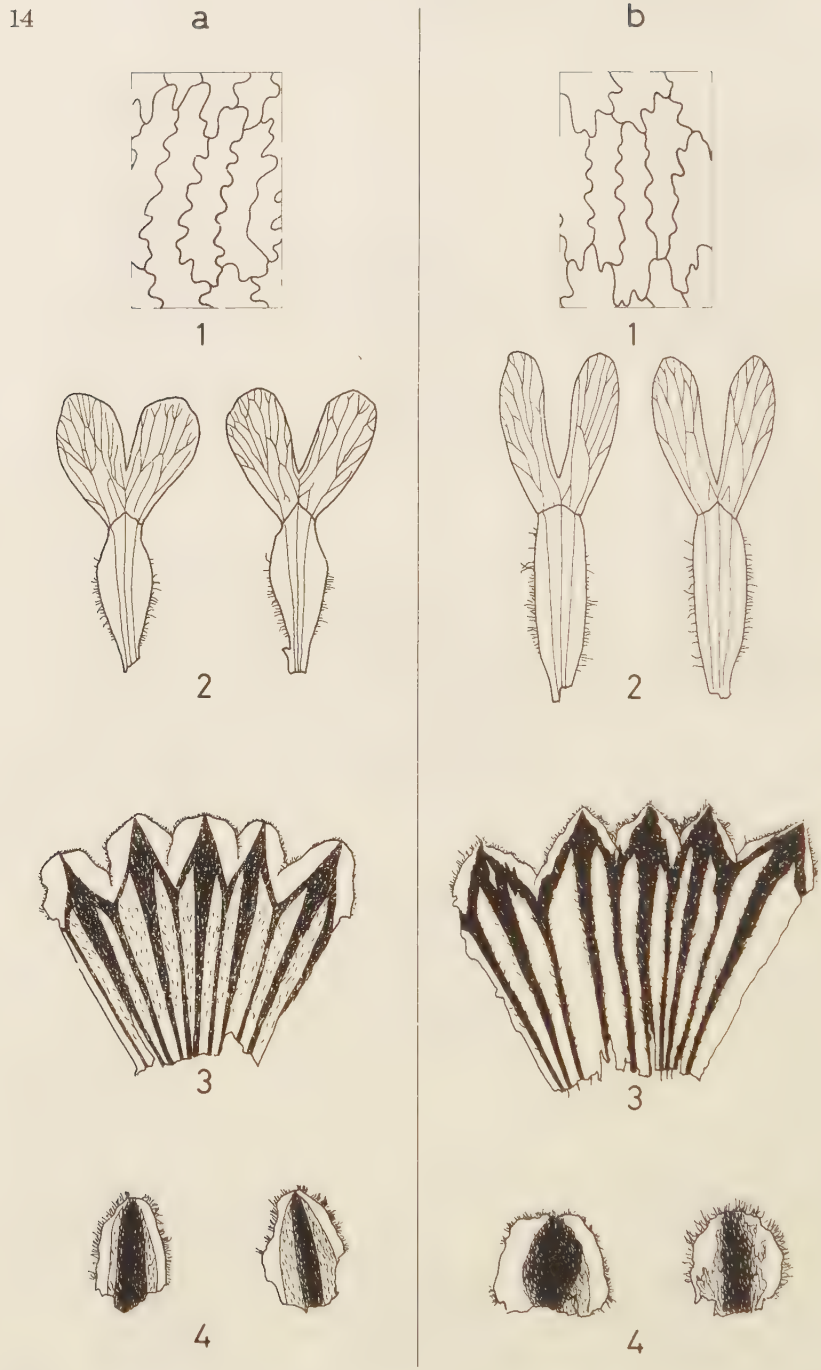


Abb. 8. a) *S. congesta* subsp. *moreana;* b) *S. congesta* subsp. *congesta;* 1. Testazellen (ca. 165×), 2. Blütenblätter (2,5×), 3. Kelchblätter (2,5×), 4. Tragblätter (4,5×).

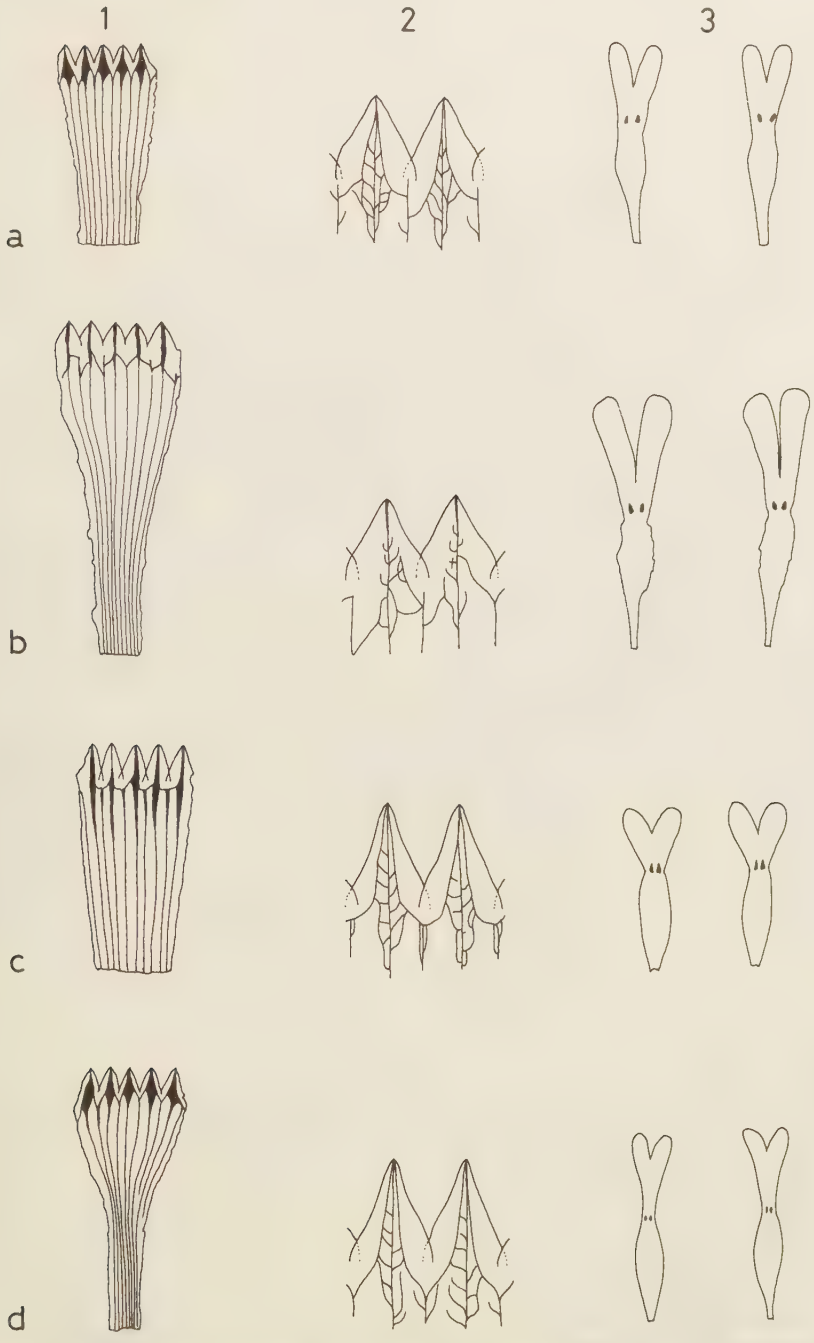
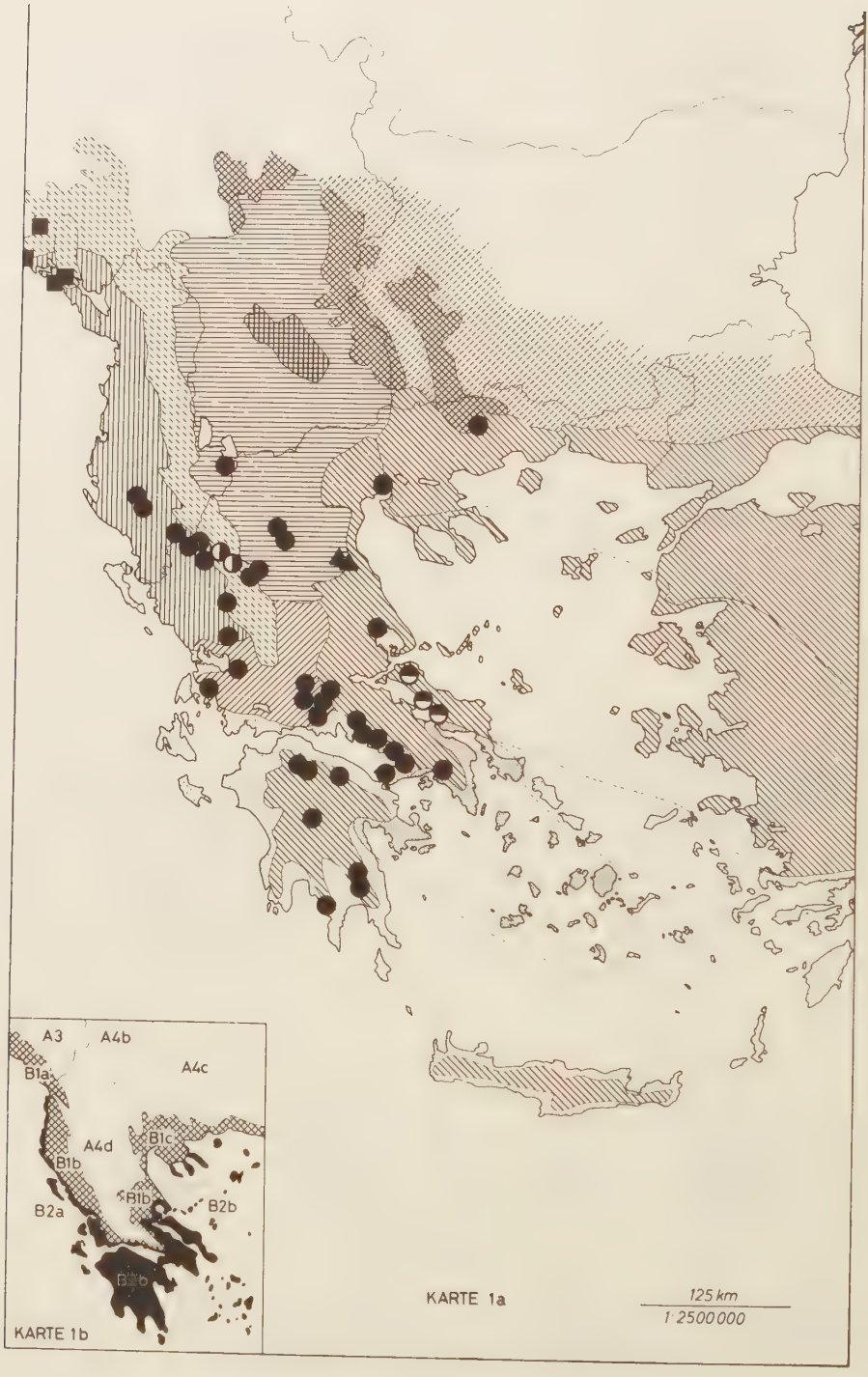
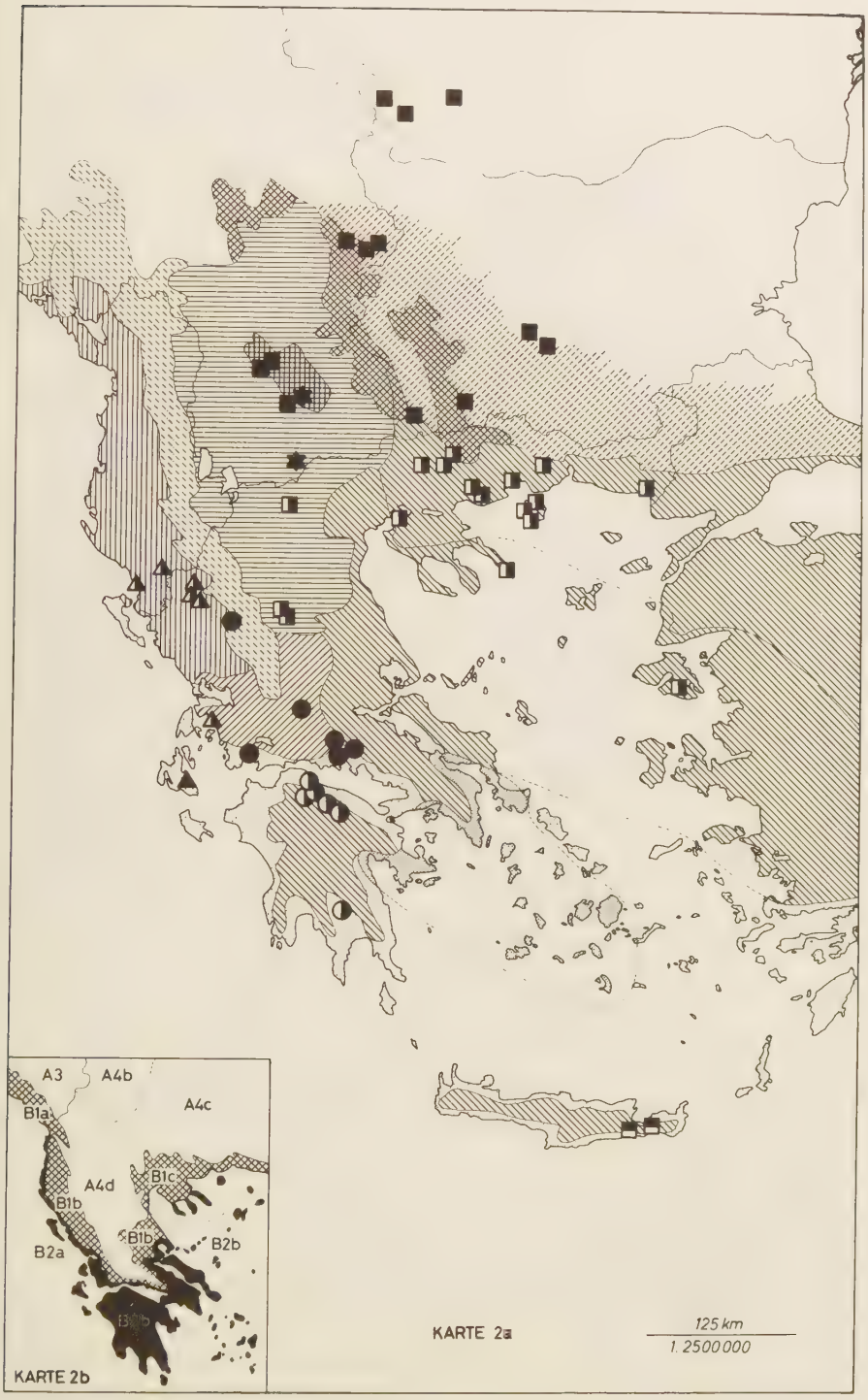
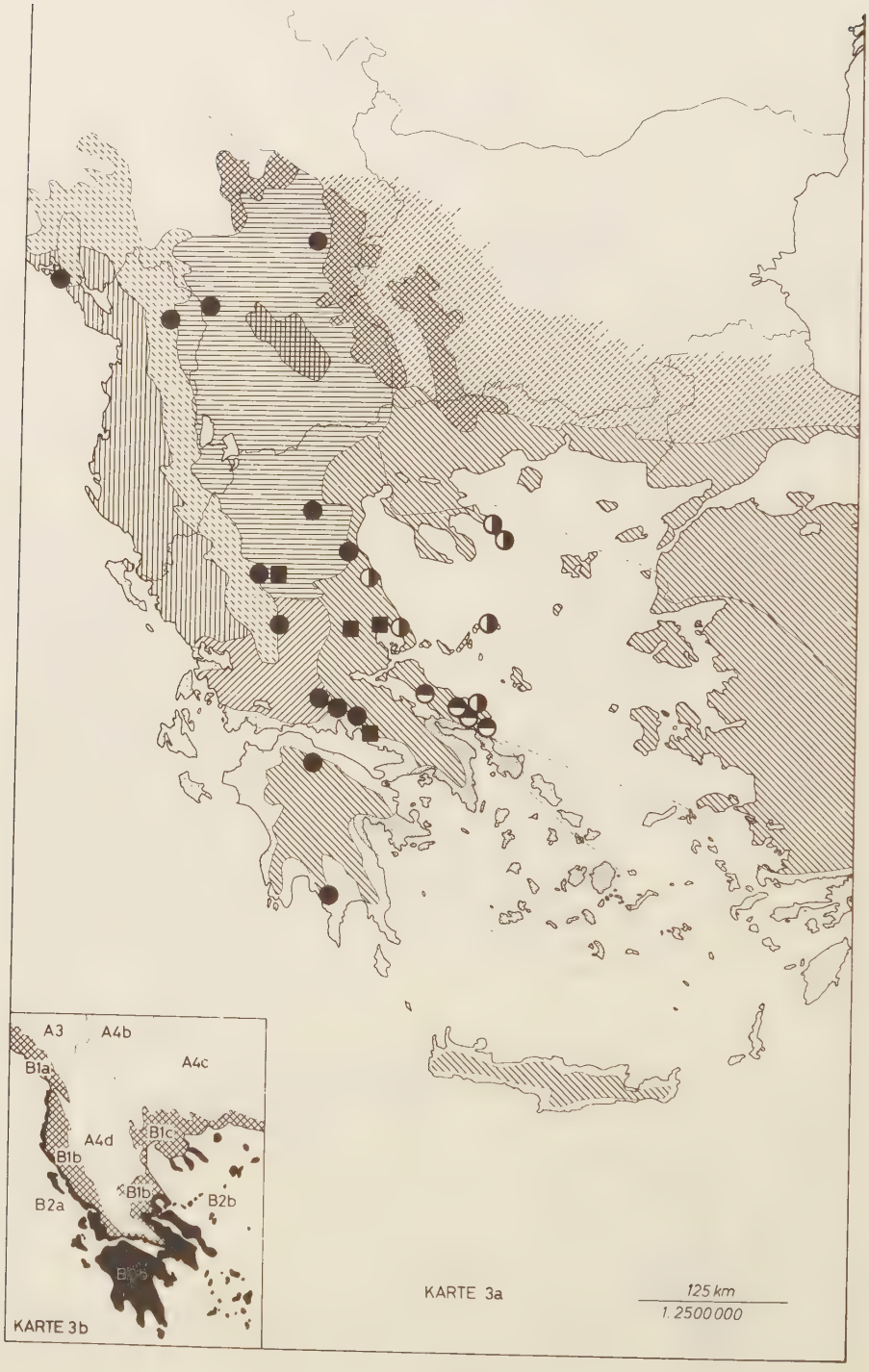


Abb. 9. a) *S. multicaulis* subsp. *multicaulis;* b) *S. multicaulis* subsp. *genistifolia;* c) *S. linifolia;* d) *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina;* 1. Kelchblätter (3×), 2. Kelchzipfel mit Kelchnerven (10×), 3. Blütenblätter (3×).


A3
A4b
A4c
B1a
A4d
B1c
B1b
B1b
B2a
B2b
B2b
KARTE 1b
KARTE 1a
125 km
1:2500000


A3
A4b
A4c
B1a
A4d
B1c
B1b
B1b
B2a
B2b
B3b
KARTE 2b
KARTE 2a
125 km
1. 2500000


A3
A4b
A4c
B1a
A4d
B1c
B1b
B1b
B2a
B2b
KARTE 3b
KARTE 3a
125 km
1. 2500000

Karte 1. ■ *S. reichenbachii*, ● *S. radicosa* subsp. *radicosa*, ◑ *S. radicosa* subsp. *rechingeri*, ◓ *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa*, ▲ *S. oligantha*.

Karte 2. ■ *S. flavescens*, ◨ *S. thessalonica* subsp. *thessalonica*, ⬒ *S. thessalonica* subsp. *dictaea*, ● *S. congesta* subsp. *congesta*, ◑ *S. congesta* subsp. *moreana*, ▲ *S. cephallenia* subsp. *cephallenia*, Δ *S. cephallenia* subsp. *epirotica*, ✶ *S. paeoniensis*.

Karte 3. ◓ *S. multicaulis* subsp. *multicaulis*, ◑ *S. multicaulis* subsp. *genistifolia*, ◓ *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina*, ■ *S. linifolia*.

Legenden zur Verbreitungskarte

a) In die Umrißkarte der Balkanhalbinsel wurden die Klimatypen Südosteuropas (im wesentlichen nach Horvat et al. 1974) eingezeichnet. Die Untertypen sind nach charakteristischen Orten benannt:

IV 1 Athen, mediterran mit Anklängen an den Klimatyp III, d. h. an subtropische Wüstenzonen. Die aride Sommerzeit ist hier besonders lang und warm.

IV 2 Korfu, mediterran mit reichlichen Winterregen, aber 1—2 fast niederschlagsfreien Monaten; besonders im Südwesten Griechenlands und auf den vorgelagerten Inseln.

IV 3 a Volos, ähnlich IV 1, aber mit weniger ausgeprägter Dürre und mit Regenmaxima im Mai und November. Thessaloniki wurde hier, abweichend von Walter und Lieth, mit einbezogen (Horvat a. a. O.).

IV 3 b Trikala, ähnlich IV 2, aber mit größerer Winterkälte, d. h. teilweise submediterran.

IV 5 Durazzo, submediterran; mit hohen Winterniederschlägen ähnlich IV 2, aber viel kürzerer Dürrezeit; überleitend zu Typ V (warmtemperierte, immerfeuchte Zone mit deutlichem jahreszeitlichen Temperaturgang, aber nur gelegentlichen Frösten).

IV 6 Bitola, kontinental-submediterran; mit nur mäßiger Sommerdürre und Anklängen an den Klimatyp VI.

IV 7 Skopje, submediterran-kontinental; mit ausgeprägter Sommerdürre und scharfer Winterkälte, d. h. mit Übergang zu Klimatyp VII.

VI 3 Beograd, subkontinental; mit relativ niederschlagsarmen und kalten Wintern und in manchen Jahren trockenen Spätsommern, d. h. mit deutlichen Anklängen an den Klimatyp VII.

X 2 Crkvice, mediterran getöntes Gebirgsklima; mit sehr hohen Winterniederschlägen, aber deutlicher Sommerdepression.

X 3 Petrohan, kontinental getöntes Gebirgsklima; mit größten Niederschlagsmengen im Frühsommer.

b) Florengeographische Gliederung Südosteuropas (nach Horvat et al. 1974). R = Region, UR = Unterregion, P = Provinz.

A Mitteleuropäische R: 3 Illyrische UR, 4 Balkanische UR, 4 b Westmoesische P, 4 c Ostmoesische P, 4 d Scardo-pindische P.

B Marokanesisch-mediterrane R: 1 Submediterrane UR, 1 a Adriatische P, 1 b Ionisch-ägäische P, 1 c Makedonisch-thrakische P, 2 Mediterrane UR, 2 a Adriatisch-ionische P, 2 b Ägäische P, 2 c Makedonisch-thrakische P.

bereich entsprechende Übergangsformen auf. In der Regel sind die Stengelblätter 1/2 bis 1/3 so lang wie die Laubblätter und 1—5 mm breit. Die Behaarung der Stengelblätter, sowohl die der Spreite (soweit vorhanden) als auch die des Blattrandes, nimmt von den unteren bis zu den oberen ständig ab.

Tragblätter

Die Tragblätter sind deutlich kleiner als die oberen Stengelblätter. Sie sind entweder schmal linealisch zugespitzt (3—8 mm lang) oder breiter, elliptisch bis rundlich und stumpf (2—4 mm lang). Gewöhnlich sind die Tragblätter ebenso wie der Kelch unbehaart, behaart oder drüsig behaart. Gemeinsam ist den Tragblättern aller Arten der häutige Rand, dessen Breite jedoch sehr unterschiedlich ist. Dieser Rand kann mit dünnen, kurzen oder längeren Haaren dicht oder locker besetzt sein.

3.24 Blüten

Kelchform

Die 5 verwachsenen Kelchblätter enden zur Spitze hin mit mehr oder weniger gleich langen stumpfen oder spitzen Zähnen. Die Kelchzähne haben immer einen mehr oder weniger membranösen Rand, der mit langen oder kurzen, sehr feinen Haaren, dicht oder locker besetzt sein kann. Diese Behaarung ist unabhängig davon, ob der Kelch insgesamt unbehaart, behaart oder drüsig behaart ist. Bei drüsiger Behaarung des Kelches können jedoch auch teilweise an den Kelchzipfeln sehr feine Drüsenhaare vorkommen. An der Basis ist der Kelche gerade vom Blütenstiel abgesetzt oder mehr oder weniger genabelt, d. h. der Kelch bildet an der Ansatzstelle ringsum eine kleine Aussackung.

Es besteht ein deutlicher Unterschied zwischen der Kelchform während der Blüte- und der Fruchtzeit. Zur Zeit der Anthese bildet der Kelch eine mehr oder weniger gleichmäßige Röhre oder erweitert sich etwas in der oberen Hälfte. Die Kelchform während der Fruchtzeit ist dagegen von den Veränderungen der Kapsel und des Anthophors (s. unten) abhängig. In den meisten Fällen dehnt sich der Kelch im Kapselbereich entsprechend der Kapselform und umschließt sie bis auf die Kapselzähne vollständig. Bei vielen Arten wächst die Kapsel über den Kelch hinaus, so daß sie nur zu 4/5 oder 3/4 oder gar nur zu 2/3 vom Kelch bedeckt ist. Auch ein Zerreißen des Kelches durch das Kapselwachstum ist möglich.

Die Form im unteren Bereich des Kelches wird im wesentlichen durch das teilweise oder vollständige Austrocknen des Kelches und z. T. auch des Anthophors während der Fruchtreife bestimmt.

Kelchnerven

Ausnahmslos haben die Kelche aller Arten 5 längere, bis in die Kelchzipfel reichende, und 5 kürzere Nerven, wobei die kürzeren sehr oft auch etwas dünner sind als die längeren. Am Ende der kürzeren Nerven (sie reichen nur bis zu den Lücken zwischen zwei Kelchzipfeln) entwickeln sich regelmäßig anastomosierende Nerven (s. Abb. 5—8), so daß alle Nerven unterhalb der Kelchzipfel verbunden sind. Die Art und Weise, wie die längeren Nerven im Kelchzipfel enden und mit den kürzeren anastomosieren, ist für die einzelnen Arten unterschiedlich, abere innerartlich relativ konstant.

Die Nerven sind bei den Arten der Sektion Suffruticosae mehr oder weniger deutlich und bei denen der Sektion Sclerocalycinae und Brachypodae sehr deutlich als „Rippen" ausgeprägt. Diese Rippen sind sehr gut an den Kelchen vor und während der Anthese zu beobachten. Mit zunehmendem Kapselwachstum jedoch werden die Rippen durch die entsprechende Ausdehnung des Kelches immer undeutlicher und verschwinden ganz. In den übrigen, nicht ausgedehnten Teilen des Kelches — spez. am Anthophor — sind sie mehr oder weniger deutlich erkennbar.

Petalen

Die 5 Petalen sind in typischer Weise in Nagel und Platte gegliedert. Der meist nur membranöse Nagel kann am Rand unbehaart oder mit sehr dünnen Haaren vereinzelt, locker, dichter oder sehr dicht besetzt sein. An der Übergangsstelle von Nagel zu Platte ist regelmäßig eine mehr oder weniger deutlich sichtbare Nebenkrone ausgebildet. Diese petaloiden Stipel können z. B. bei *Silene thessalonica* zu kaum sichtbaren Höckerchen (Papillen) reduziert sein.

Die Platte ist sehr oft zu einem Viertel bis zu einem Drittel, aber auch bis zur Hälfte und mehr gespalten. Nicht so häufig ist dagegen eine Spaltung der Platte zu weniger als einem Viertel wie z. B. bei *Silene thessalonica*. Die einzelnen Lappen sind gleichmäßig breit und am Ende abgerundet. Lediglich bei einzelnen Populationen von *Silene radicosa* kommen am Übergang von Nagel zu Platte seitlich kleine, petaloide Ausbuchtungen vor. Die grünlichgelbe Farbe ist speziell bei den Arten der Sektion Brachypodae dominierend. Es kommen aber auch weiße und schwach rosa Farbtöne vor. Die Petalenunterseite ist farblich bei diesen Arten nicht oder nur wenig von der Oberseite verschieden. Dagegen ist die Petalenunterseite bei den Arten der Sektionen Sclerocalycinae und Suffruticosae blaß oder intensiv schmutzig-rotbraun, während die Oberseite weiß-grünlich, weißrosa oder rosarot sein kann.

Im allgemeinen stehen die Petalen während der Anthese in den Dämmerungsstunden des Tages sowie nachts radförmig ausgebreitet. Nur bei den Arten der *Silene radicosa*-Gruppe sind die Platten deutlich zurückgeschlagen, liegen allerdings nicht dem Kelch an.

Androeceum, Gynoeceum

In der Regel sind die Blüten monoklin mit 3 verwachsenen Fruchtblättern, 3 Griffeln und 10 Antheren. Während androediözische Pflanzen nicht vorkamen, konnten gynoediözische Pflanzen bei zwei Populationen der *Silene multicaulis* beobachtet werden. Bei den fertilen, weiblichen Blüten waren die Antheren zwar noch angelegt, kamen jedoch in der Entwicklung nicht über ein sehr frühes Knospenstadium hinaus und blieben steril. Zuweilen sind aber an den Infloreszenzen mancher Arten neben monoklinen auch einzelne, rein weibliche Blüten zu beobachten. Sie treten fast nur prä- oder postfloral auf. Die Griffel solcher Blüten ragen schon im Knospenstadium der Blüte heraus und eilen somit der Petalenentwicklung weit voraus, ganz im Gegensatz zu der Proterandrie normaler Blüten. Dabei reifen die 10 Antheren in zwei Invervallen zu je 5 vor den Narben heran und ragen zwischen 4 und 6 mm aus der Kelch- und Kronenröhre — nur bei *Silene flavescens* weniger als 4 mm — heraus. Bei *Silene thessalonica* (beide Unterarten) entwickeln sich die Antheren in der Kronenröhre und erreichen nur ausnahmsweise den oberen Rand der Kronenröhre.

Pollen

Der hellgelbe Pollen ist einheitlich polyporat und entweder punctitegillat-spinolosus vom „*S. italica*-Typ" oder reticulat vom „*S. viscosa*-Typ" (Melzheimer 1975).

Der Pollendurchmesser schwankt von 35—37 µ bei *S. thessalonica* und von 55—58 µ bei *S. multicaulis*. Die Anzahl der Poren beträgt im Minimum 18 bei *S. flavescens* und im Maximum 26 bei *S. multicaulis*. Der Porendurchmesser beträgt ziemlich einheitlich 6—8 µ, nur bei *S. thessalonica* ist er mit 5—6 µ etwas geringer.

Da sich gezeigt hat, daß die Pollenmerkmale keinen Beitrag zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen innerhalb bestimmter Artenkomplexe leisten können, kann auf die Arbeit „Pollensystematische Untersuchungen in der Gattung *Silene* L. (Caryphyllaceen)" (Melzenheimer 1975) verwiesen und hier auf eine weitere Erörterung der Pollenmerkmale verzichtet werden.

Anthopor

Der insgesamt für die Unterfamilie der Silenoideae charakteristische Anthophor ist auch hier bei allen Arten — wenn auch sehr unterschiedlich — ausgebildet. Als Anthophor wird nach Englers Syllabus (1964, Vol. 2, S. 5) die Verlängerung der Blütenachse zwischen Kelch und Krone bezeichnet. Im Mittel ist der Anthophor bei den Arten der Sektion Brachypodae und Scleranthinae nur 2,5 mm, bei denen der Sektion Suffruticosae jedoch 3 mm lang. Dieser kann unbehaart oder mit einzelligen dünnen, kurzen oder längeren Haaren spärlich oder locker, dichter oder sehr dicht besetzt sein. Da der

Anthophor, speziell bei den Arten der Sektion Suffruticosae, an der Nektarproduktion durch sogenannte Saftspalten (Rohweder 1967) beteiligt ist, sind mehr oder weniger deutliche Veränderungen zu beobachten. Diese Veränderungen werden durch das Schrumpfen der Nektardrüsen nach der Anthese hervorgerufen. Demzufolge sind sie sehr gering bei den übrigen Arten, wo die Nektardrüsen mehr oder weniger auf den kongenital verwachsenen Bereich der Staubblattbasen beschränkt sind.

Kapsel

Größe und Form der Kapsel sind bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich. Darüber hinaus sind auch relativ große Schwankungen innerhalb der Art, ja z. T. sogar an einer Pflanze zu beobachten. Die Form der Kapsel kann rundlich, eiförmig, länglich-eiförmig oder zylindrisch schwach-eiförmig sein. Diese Formen sind alle in abgewandelten Größen möglich.

Die Kapsel reißt an der Spitze mit 6 Zähnen auf. Wie weit sich dabei die Kapselzähne zurückbiegen, ist nicht artbedingt, sondern lediglich ein mechanischer Vorgang (Weberbauer 1898).

Es konnte wiederholt beobachtet und auch experimentell nachgewiesen werden, daß die Kapselzähne sich stärker zurückbiegen, wenn sie während oder vor dem Aufspringen feucht werden.

3.25 Samen

Die Samen sind meist graubraun bis rotbraun, z. T. aber auch aschgrau. Ihre Form variiert zwischen nierenförmig, nierenförmig gestaucht, dreieckig-nierenförmig und nahezu halbrund, zuweilen sogar herzförmig. Der Rücken ist flach oder hohl. Der seitliche Nabel (Hilum) kann entweder als ein Wulst ausgebildet oder nur an 2 sich gegenüberliegenden Stellen etwas aufgewölbt sein. Die Samenoberfläche setzt sich aus zahlreichen Zellen zusammen, die nach einem ganz charakteristischen Muster verzahnt sind. Während Hilum und Form des Samens keine arttypische Ausprägung zeigen, stellen Form und Verzahnungsmuster der Testzellen — wie umfangreiche Untersuchungen ergeben haben — ein wertvolles diagnostisches Art- und Unterartmerkmal dar. Am deutlichsten sind beide Merkmale in dem dem Hilum gegenüberliegenden Bereich des Samenkorns (s. Abb. 3a im Bereich des 1. Ausschnitts) ausgeprägt, da in diesem Teil auch die Größe der Testazellen nicht so unterschiedlich ist, wie an den Rändern und zum Hilum hin. Daher zeigen die Abb. 14, 16 und 18 eine Übersicht über diesen genannten Bereich (s. Abb. 3a: 1. Ausschnitt), während bei den Abb. 15, 17 und 19 zum genaueren Vergleich der Form der Testzellen jeweils nur ein Ausschnitt ausgewählt wurde (vgl. Abb. 3a: 2. Ausschnitt). Dieser Vergleich zeigt, daß bei den untersuchten Arten 4 Grundtypen von Testazellen unterschieden werden können (vgl. Abb. 3b), die jeweils bei der Beschreibung der einzelnen Taxa als Orien-

tierungshilfe für die Darstellung der Testazellenform zugrunde gelegt werden (siehe Systematisch-taxonomischer Teil).

Bei dem Verzahnungsmuster der einzelnen Zellen ist sehr oft ein Unterschied zwischen den beiden Polenden und den beiden Seiten zu beobachten. Die Testazellen sind ± länglich oder oval. Das Verzahnungsmuster variiert im wesentlichen in der Form (kantig, spitz, geweihförmig oder abgerundet) und in der Größe (sehr kurz bis lang und schmal bis sehr breit) der Zähne. Die unterschiedlich stark aufgewölbte Oberfläche der Zellen kann glatt, rauh oder auch mit „Warzen" besetzt sein.

3.26 Cytologie

Die Methodik sowie die jeweiligen Herkünfte und Chromosomenzahlen der untersuchten Arten sind bis auf *Silene radicosa* subsp. *rechingeri*, *S. oligantha*, *S. thessalonica* subsp. *dictaea*, *S. congesta* subsp. *congesta*, *S. paeoniensis* und *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* schon dargestellt worden (Melzheimer 1974[3]). Weitere Angaben finden sich bei Damboldt & Phitos (1966, 1968, 1970).

Da mir von den oben genannten Arten außer *S. congesta* subsp. *congesta* und *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* leider keine lebenden Pflanzen zur Verfügung stehen, können hier nur von diesen beiden Unterarten die Chromosomenzahlen erstmalig angegeben werden. Sie sind ebenfalls — wie alle übrigen gezählten Arten — diploid mit 2n = 24 Chromosomen (s. Abb. 5).

Insgesamt konnten zwischen den einzelnen Arten nur geringe Unterschiede bezüglich des Vorkommens von Satelliten und B-Chromosomen festgestellt werden. Danach haben folgende Arten je 2 Satellitenchromosomen: *S. radicosa* subsp. *radicosa*, *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa*, *S. reichenbachii*, *S. flavescens*, *S. thessalonica* subsp. *thessalonica*, *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* und *S. cephallenia* subsp. *epirotica*. *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa* besitzt darüber hinaus ein B-Chromosom.

Diese einheitlich diploiden Zahlen von 2n = 24 entsprechen den bisher bekannten Zählungen europäischer *Silene*-Arten. Tetraploide Sippen, z. B. von *S. vallesia*, *S. ciliata*, *S. vulgaris* (Blackburn 1928 und 1933, Blackburn & Morton 1957) und sogar oktoploide, ebenfalls von *S. ciliata* (Blackburn 1933), sind nur ausnahmsweise zu beobachten, ganz im Gegensatz zu den nordamerikanischen *Silene*-Arten, die in der Mehrzahl polyploid sind (Kruckeberg 1954 und 1960).

4. Systematisch-taxonomischer Teil

Im folgenden wird jedes einzelne Taxon der drei Sektionen hinsichtlich seiner Taxonomie, Morphologie, Verbreitung, Ökologie, Variation und

[3] Die in dieser Arbeit als *S.* cf. *oligantha* bezeichnete Population konnte aufgrund weiterer Untersuchungen nun endgültig als *S. radicosa* bestimmt werden.

systematischen Stellung beschrieben und diskutiert. Zusätzlich werden jeweils die untersuchten Belege aus den einzelnen Herbarien zitiert.

Bei den Ausführungen über die Ökologie werden die Klimatypen von Walter & Lieth in Horvat et al. (1974) zugrunde gelegt. Die entsprechende kartographische Darstellung (Horvat et al. 1974, S. 19) ist in geringfügig veränderter Form zusätzlich mit in die Verbreitungskarten der 3 Sektionen aufgenommen worden (s. Karten 1a, 2a, 3a). Dadurch können aus den jeweils dargestellten Arealen oder Teilarealen die klimatischen Gegebenheiten der einzelnen Taxa direkt abgelesen werden. Gleichzeitig enthält jede Verbreitungskarte eine kleinmaßstäbliche Übersichtskarte der florengeographischen Gliederung Südosteuropas (s. Karten 1b, 2b, 3b) nach einem Entwurf von Glavac in Anlehnung an Meusel et al. (1965), entnommen aus Horvat et al. (1974).

Die Umrißzeichnungen für die Verbreitungskarten sowie die Schreibweise aller Lokalitätsangaben wurden aus „The Times, Atlas of the World" (London 1967) entnommen.

4.1 Sektion Sclerocalycinae

S. reichenbachii Visiani, Fl. Dalm. 3: 169 (1850—52)
= S. *picta* Reichenbach, Fl. Germ. Exc. 816 (1832) non Desfontaines (1804)
Typus: Jugoslawien, Dalmatien, mt. Biokovo (non vidi).

Beschreibung: Wuchs: immergrüne Pleiokormstaude mit verholzten Sproßbasen. Stengel: 2—5(—8), 25—55(—65) cm hoch, gerade, selten schwach bogig aufsteigend, zuweilen rötlich überlaufen, nicht klebrig. Grundblätter: grün, leicht glänzend, nicht sehr zahlreich, spatelig oder lineal mit sehr langem Blattstiel, 16—62 mm lang und 2—4 mm breit, lang, selten kurz zugespitzt (s. Abb. 4 a). Stengelblätter: 3—6 Blattpaare, lange Internodien, bei ständig abnehmender Größe von schwach spatelig (die unteren) bis lineal (die oberen); Stengel- und Tragblätter schmal hautrandig. Infloreszenz: botroide Rispe, zahlreiche Blüten; Blütenstiele kürzer, gleich lang oder länger als der Kelch. Blüten: Kelch 9,5—12 mm lang, verwachsen, ± zylindrisch mit nabelförmigem Grund, derbhäutig mit 10 Nerven, „grüngestreift", oft dunkelrot überlaufen; Nerven — bis auf die anastomosierenden im Kelchzipfel — ± deutlich als Rippen hervortretend (s. Abb. 6a 1 und 2); Kelch während und nach der Fruchtzeit zunehmend vergilbend, die rötlich überlaufenen Nerven bleiben als solche markiert; Kelchzipfel lang, dreieckig spitz, hautrandig; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich allmählich erweiternd. Anthophor: 3—4 mm lang, 1,5—2 mm breit. Petalen (s. Abb. 6a 3): Nagel 9 mm lang, membranös, durchscheinend; Platte 8 mm lang, oberseits grün-gelblich, unterseits grünlich und zuweilen rötlich überlaufen, zu $^2/_3$ und mehr gespalten, Lappen lang und schmal; Nebenkrone: sehr kleine Papillen. Frucht: Kapsel 6—11 mm lang, länglich-eiförmig mit 6 ± stark zurückgebogenen Zähnen, Kapsel 1—2 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ca. 3 : 1 (s. Abb. 13a 1). Behaarung: Mittelrippe, Blattrand und Blattstiel der Grundblätter sowie der Rand der unteren Stengelblätter kurz, locker bis dicht behaart; die kurze und lockere Stengelbehaarung im mittleren Stengelbereich auslaufend; Hautrand der Stengel- und Tragblätter sehr locker, jener der Kelchzipfel dicht und kurz bewimpert (s. Abb. 10a); Anthophor und

Stamina nur spärlich, sehr kurz behaart (s. Abb. 10g). Samen: 1,2—1,4 mm breit, dunkelbraun; Testazellen vom Typ 1 (s. Abb. 3b 1 sowie Abb. 14a, 15a), an den Polen unregelmäßig spitz, an den Seiten kurz und eng wellenförmig, die einzelnen Zähne werden zum Ende etwas schmaler; Aufwölbung der Testazellen sehr variabel.

Verbreitung: Balkanhalbinsel; diese Art ist bisher nur aus den jugoslawischen Volksrepubliken Kroatien, Bosnien-Herzegowina und Montenegro bekannt (s. Karte 1a). Sie ist damit der illyrischen Unterregion und der adriatischen Provinz zuzuordnen (s. Karte 1b).

Specimina visa: Jugoslawien: Croatia: mt. Velebit, pr. Ostarije, Pichler VII. 1881 (BM; Z; G; K; W), dto. 528 (K; JE; G). —: ad Ceravac pone Gračac, Rossi VII. 1911 (BM; W). — Dto. mt. Smrekovac, Degen VIII. 1905 (G). Dalmatia: ad Carquizze in Bocche di Cattaro, 914 m, Pichler VII. 1870 (K; JE; BM; W). — : Krivošije, 914 m, Pichler VII. 1870 (G.) —: mt. Biokovo, Visiani IX. 1851 (G). Hercegovina: ad Ulice, Adamovic VI. 1907 (K). — : pr. Trebinje, ca. 900 m, Vandas VIII. 1891 (K; W). —: in valle Prešanica pr. Podorašac, 365 m, Maly VIII. 1908 (K; G). —: pr. Pranj, 150 m, Maly IX. 1911 (K. —: Neretva-Tal, Zemy VII. 1929 (W). —: Konjic, Lager VII. 1898 (G). Montenegro: Kruševica pr. Njegoši, Pejović VI. 1930 (Z; K). — Dto. Rohlena VIII. 1921 (K), dto. VI. 1924 (BM). — Dto. Sagorski VII. 1904 (JE). — Dto. Korb VII. 1927 (W). —: mt. Lovćen, Adamović VII. 1907 (Z). —: Obsovica südl. von Cetinje, Gross VIII. 1901 (SUJ; W). —: Felsen bei Krstač, Ronniger VII. 1929 (W).

Ökologie: *Silene reichenbachii* ist sowohl in Gebieten mit submediterranem Klima und erkennbarer Sommerdepression als auch mit mitteleuropäischem Gebirgsklima und hohen allmonatlichen Niederschlägen anzutreffen. Sehr niedrige Wintertemperaturen scheinen für diese Art der begrenzende Wachstumsfaktor zu sein. Genauere Aussagen sind hier, auch hinsichtlich der Bodenverhältnisse, aufgrund fehlender Feldbeobachtungen nicht möglich. Als ein Vertreter unterer bis mittlerer Höhenlagen gehört sie zur Krautschicht lichter Laub- und Tannenmischwälder.

Variation: Infolge der fehlenden Feld- und Kulturbeobachtungen (s. S. 3) konnte die Variation nur mit Hilfe des untersuchten Herbarmaterials festgestellt werden.

Während die Blätter erheblich in der Größe und weniger in der Form variieren, können Form und Größe der Kapsel sehr unterschiedlich ausgebildet sein; dies zeigen auch die entsprechenden Angaben in der Beschreibung (s. oben). So kann die Kapsel bei der variierenden Länge länglich, langeiförmig und auch breit-eiförmig sein.

Die auch bei *S. radicosa* subsp. *radicosa* auftretenden Kelch- und Kapselvariationen in Größe und Form erschweren zuweilen eine Trennung der *S. radicosa* subsp. *radicosa* von *S. reichenbachii*, jedoch aufgrund des insgesamt schwächer ausgeprägten Pleiokorms und der immer lang zugespitzten Blätter ist eine eindeutige Bestimmung von *S. reichenbachii* immer möglich.

Je nach den edaphischen und klimatischen Bedingungen können Blätter, Stengel, Stengelblätter und Kelchnerven kaum, deutlich oder sehr auffallend rötlich überlaufen sein. Da die rötliche Färbung nach Pichi-Sermolli (zit. nach Horvat et al. 1974, S. 462 f.) auf einen Serpentinstandort zurückgeführt werden kann, wären diesbezügliche Untersuchungen nötig, um diese Aussage zu bestätigen; dabei muß jedoch, wie meine mehrjährigen Kulturbeobachtungen zeigen, auch der Temperaturfaktor (niedrige Winter- und auch Nachttemperaturen) als Ursache der rötlichen Anfärbung mit in Betracht gezogen werden.

Systematische Stellung: Aufgrund sorgfältiger und umfangreicher morphologischer Studien an Herbarmaterial (BM, G, K, W) konnte eindeutig festgestellt werden, daß die für Jugoslawien angegebenen Belege von *S. radicosa* mit *S. reichenbachii* identisch sind. Die z. T. in der Literatur angegebene lokale Verbreitung von *S. reichenbachii* für Montenegro bezieht sich m. E. nur auf eine besonders ausgeprägte Modifikation, die ich auch selbst am Lofćen-Paß sammeln konnte. So ergibt sich für *S. reichenbachii* ein Areal in SW-Jugoslawien, an das sich im Bereich von S-Albanien das Areal von *S. radicosa* anschließt.

Nach den Ergebnissen der Kreuzungsexperimente lassen sich *S. radicosa* und *S. reichenbachii* fertil kreuzen. Da jedoch die Pflanzen schon im 2. Jahr abstarben, waren weitere Kreuzungen mit *S. radicosa* und anderen Arten bzw. Unterarten nicht mehr möglich. Dieses Ergebnis ist daher nicht abgesichert. Weitere Kreuzungsversuche, auch mit jugoslawischen Populationen von *S. reichenbachii*, sind deshalb noch notwendig.

Aber aufgrund aller bisherigen Ergebnisse kann von einer recht engen Verwandtschaft von *S. reichenbachii* zu *S. radicosa* ausgegangen werden.

Rohrbach hat *S. reichenbachii* (Ser. Chloranthae) von *S. radicosa* (Ser. Sclerocalycinae) getrennt. Boissier führt bei § Sclerocalycinae neben anderen Arten nur *S. radicosa* auf. *S. reichenbachii* wurde von ihm nicht berücksichtigt. Chater & Walters und Chowdhuri haben jedoch *S. reichenbachii* zusammen mit *S. radicosa* und *S. oligantha* einer Sektion [Sclerocalycinae (Boiss.) Shishkin] bzw. Subsektion [Coronatae Chowdhuri] zugeordnet.

S. radicosa Boissier & Heldreich in Boiss. Diagn. 1 (6) 24 (1846). *S. radicosa* subsp. *radicosa*

= *S. oligantha* var. *stenophylla* Boiss. & Heldr. in Boiss. Diagn. 2 (1) 75 (1854)

Holotypus: Griechenland, Peloponnisos, mt. Taiyetos „loco Agia Barbara" (Heldreich 344, G-Boiss., vidi!).

Beschreibung: Wuchs: immergrüne Pleiokormstaude mit verholzten Sproßbasen. Stengel: (1—)2—5 (> 5), (12—)20—40(—60) cm hoch, gerade, selten schwach bogig aufsteigend, nicht klebrig. Grundblätter: grün bis dunkelgrün, etwas fleischig und leicht glänzend (an getrockneten Blättern nicht zu beobachten), zahl-

reich, spatelig bis breit lineal, mit kürzerem oder längerem Blattstiel, lang oder kurz zugespitzt, (6—)16—42(—65) mm lang und 4—9 mm breit (s. Abb. 4b, c, d). Stengelblätter: 4—8 Blattpaare, lange Internodien, lineal bei ständig abnehmender Größe nach oben hin, die untersten Stengelblätter deutlich kleiner als die Grundblätter; Stengel- und Tragblätter hautrandig. Infloreszenz: botroide Rispe; Blütenstiele meistens deutlich länger, nur selten kürzer als der Kelch. Blüten: Kelch verwachsen, zylindrisch, im unteren Teil etwas zusammengezogen, derbhäutig, mit 10 Nerven, „grüngestreift"; Nerven — bis auf die anastomosierenden im Kelchzipfel — ± deutlich als Rippen hervortretend; Kelch während und nach der Fruchtreife zunehmend vergilbend; Kelchzipfel spitz-dreieckig, hautrandig. Petalen: Nagel membranös, durchscheinend bis weißlich, ± breit und länglich, zur Basis hin stark verschmälert; Nebenkrone: kurze Papillen (s. Abb. 6: b3, c3, d3). Frucht: Kapsel aufrecht, mit 6 ± stark zurückgebogenen Zähnen. Samen: graubraun, Testazellen vom Typ 1 (s. Abb. 3b: 1).

Schlüssel der Unterarten

1 Grundblätter im Bereich des Blattgrundes kurz und locker behaart, Kelch 7—8 mm lang, Kapsel kegelstumpfförmig mit abgerundeter Basis . . . subsp. *pseudoradicosa*

1 Grundblätter im Bereich des Blattgrundes dichter behaart, Kelch länger, Kapsel nicht kegelstumpfförmig

2 Grundblätter im Bereich des Blattgrundes locker bis dicht und länger behaart, Kapsel eiförmig bis länglich . . . . . subsp. *radicosa*

2′ Grundblätter im Bereich des Blattgrundes lang und dicht (zottig!) behaart, Kapsel fast rund oder schwach oval . . subsp. *rechingeri*

subsp. radicosa

Beschreibung: Infloreszenz: bei einigen Populationen botroider Thyrsus. Kelch: 9—11 mm lang, mit nabelförmigem Grund, Rippen zuweilen rötlich überlaufen; beim Vergilben des Kelches bleiben die rötlich überlaufenen Nerven als solche markiert; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich allmählich erweiternd. Anthophor: 2,5—3(—4) mm lang und 2—3 mm breit. Blüten: leicht nickend. Petalen: Nagel 7—9 mm lang; Platte 7 mm lang, oberseits grünlich, unterseits rot-violett überlaufen, zu $^2/_3$ gespalten, einzelne Lappen lang und schmal (s. Abb. 6: b3). Frucht: Kapsel 6—8(—12) mm lang, eiförmig oder länglich-eiförmig, Kapsel 1—4 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor 2 : 1 bis 3 : 1 (s. Abb. 13: a2). Behaarung: Blattränder und Mittelrippe der Grundblätter mit kurzen, geraden oder geknieten Haaren dicht besetzt, im Bereich des Blattgrundes Haare länger und dünner und locker bis dicht; unterer Stengelbereich und Anthophor sehr kurz, anliegend behaart, Behaarung in der Stengelmitte auslaufend; Hauträndер der oberen Stengelblätter sowie die Ränder am Blattgrund der übrigen Stengelblätter locker, die der Tragblätter dichter und die der Kelchzipfel sehr dicht bis zottig bewimpert (s. Abb. 10b, f), Stamina und Nagel der Petalen mit sehr dünnen ± langen Haaren locker bis dicht besetzt (s. 10h, i). Samen: 1,7—1,9 mm breit, Testazellen an den Polen unregelmäßig breit und wenig zugespitzt, an den Seiten ± regelmäßig wellenförmig (s. Abb. 14b, 15b).

Verbreitung: Balkanhalbinsel; *S. radicosa* subsp. *radicosa* kommt in Griechenland und S-Albanien vor (s. Karte 1a); demnach gehört sie der illy-

rischen, submediterranen und mediterranen Unterprovinz und der scardopindischen Provinz an (s. Karte 1b).

Specimina visa: Griechenland: Sterea Ellas: mt. Parnassos, Maire & Petitmengin 381 (Z; W-Hal.). — Dto. de Heldreich 2659 (W; BM; Goet; G-Boiss.; W-Hal.). — Dto. in reg. alpina, Guicciardi VII. 1855 (M; K), dto. in reg. media, ca. 1150 m, 284 (M; BM; G; G-Boiss.; W-Hal.; K). — Dto. 1200—1300 m, Melzheimer VII. 1972 (Me.). —: mt. Giona, 800 / 1600 m, Melzheimer VIII. 1974 (Me.). —: mt. Voumistos, 1100 m, Damboldt 134/71 et 165/71 (Damb.). — Dto. 1000 m, Phitos 11357 a (UPA), dto. 1200 m, 11352 (UPA). —: mt. Timfristos (Veluchi), Behr VII. 1938 (W). — Dto. jugo Sympetherico, 1520 m, Samaritani & Guicciardi VIII. 1857 (G-Boiss.; W). —: mt. Kithairon, Guiol VI. 1930 (BM). —: mt. Korax, 1680 m, de Heldreich VII. 1879 (W; GOET; G-Boiss.; W-Hal.; K). — Dto. Tuntas & Leonis VIII. 1896 (W-Hal.; G). —: mt. Parnis, Polunin 10197 (ATH). — Dto. ca. 900 m, de Heldreich 2607 (G-Boiss.). — Dto. Orphanides V. 1854 (ATHU). — Dto. Pinatzi (K; Rech.). —: mt. Vardhousia, 1900 m, Stamatiadou 3678 (ATH). —: mt. Oiti, ca. 1600 m, de Heldreich VII. 1879 (G-Boiss.). —: mt. Yerania, 1365 m, Tuntas VI. 1910 (W-Hal.). —: mt. Pateras, Tuntas 1079 (W-Hal.). Ipiros/Makedhonia: mt Pindhos, in jugo Katara, 1170 m, Melzheimer VIII. 1972 (Me.), dto. 1310 m, VIII. 1972 (Me.). — Dto. inter Kotura et Velika, 1120—1370 m, de Heldreich VII. 1885 (W), dto. ca. 1000 m, VII. 1885 (W-Hal.). — Dto. 1100 m, Maire & Petitmengin a. 1892 (W-Hal.). — Dto. mt. Tzoumerka, 1500 m, Halacsy VII. 1893 (W-Hal.). — Dto. Baldacci 121 (W-Hal.; K; BM). — Dto. 1070 m, Cambridge Univ. Exp. 287 (K). —: pr. Metsovon, Guiol VII. 1929 (BM). Ipiros: in saxosis reg. mediae mt. Vradatsu jugo Gamila (Zagorion), Baldacci 300 (G; BM; W-Hal.). —: mt. Timfi, supra Skamneli, ca. 1200—1600 m, Rechinger 21445 (K; B; G; Rech.). — Dto. 900—1000 m, de Heldreich VII. 1885 (G). —: distr. Konitsa, fluv. Aoos, 460—500 m, Stamatiadou 13393 (ATH). Makedhonia: pr. Thessaloniki, Adamovic VI. 1906 (K). W-Makedhonia: mt. Siniatsikon, 1550—1750 m, Stamatiadou 16184 (ATH). —: mt. Vourinos, 1100—1150 m, Stamatiadou 7052 (ATH), dto. 1400 m, 7403 (ATH). —: lac. Megali Prespa, 850—900 m, Stamatiadou 13589 (ATH). E-Makedhonia: Drama, 700—750 m, Stamatiadou 10173 (ATH). N-Peloponnisos: mt. Chelmos, 1700—1800 m, Bornmüller 210 (Z; W). — Dto. 1350 m / 1600 m / 1900 m, Melzheimer VIII. 1972 (Me.). — Dto. 1500 m, Maire & Petitmengin 677 (W-Hal.). — Dto. 1200 m, Halacsy a. 1893 (W-Hal.). — Dto. ca. 2000 m, Crebenscicoff VII. 1938 (BM; K). — Dto. Lager VII. 1896 (G). — : mt. Killini, 1980 m, de Heldreich VII. 1848 (W), dto. 2000 m, VII. 1848 (G-Boiss.), dto. ca. 1300 m, a. 1871 (BM). —: mt. Gymno—Vemo, Orphanides 322 (G-Boiss.). Peloponnisos: mt. Mainalon, 1300 m, Damboldt 92/71 (Damb.). — Dto. 1350 m, Phitos 11248 (UPA), dto. 1750 m, 11267 (UPA). — Dto. 1600—1700 m, Greuter 9379 (ATH). SE-Peleponnisos: mt. Parnon, 1550—1750 m, Stamatiadou 13285 (ATH), dto. 1450—1500 m, 13246 (ATH). — Dto. mt. Malevo, 1220 m, Orphanides 178 (W; ATHU; K; G-Boiss.; W-Hal.). — S-Peloponnisos: mt. Taiyetos, Pichler VII. 1876 (K). — Dto. de Heldreich 344 (G; G-Boiss.), dto. 1680 m, VI. 1844 (BM). — Dto. 1890 m, Maire & Petitmengin 941 (W-Hal.). Thessalia: Volos, Sarakinos, 800 m, Raus 2517 (Ra.). —: mt. Gionscala, Sermeniko, Sintenis 1159 (W; K; W-Hal.; G).

Albanien: Distr. Tepelen: mt. Trebeshinj, Baldacci VII. 1894 (BM; K; Z; G). Korab, Adamović 1908 (Z). Distr. Dardhë, 1220 m, Alston & Sandwith 2623 (BM; K). Distr. Çajup, Alston & Sandwith 2321 (BM; K). In saxosis ad stani m. Kiorë (Acroceraunie), Baldacci 112 (Z; W; M; K; G).

a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l
m
n
o

S. radicosa Boiss. & Heldr. subsp. **rechingeri** Melzheimer, subspec. nov.

differt a *S. radicosa* subsp. *radicosa:* foliis basalibus in basi dense hirtis vel pilosis; nervibus calycis purpuratis, dentibus calycis dense et breviter ciliatis; unguibus 6 mm longis, in parte superiore latissimis, laminis 5 mm longis, lobis latis et acuminatis; petalis, staminibus, anthophoris dense hirtis vel pilosis, capsulis globularibus vel ovoideis 6,5—8 mm latis; cellularum testae polis irregulariter acuminitis, dentibus laterum sinuatorum praeacutis.

Holotypus: Griechenland, Ipiros/Makedhonia, mt. Tsouka Rosa ditionis pagi Vovousa (Viosa), substr. serpent., 1600—1980 m, in pinetis (Rechinger 18589, W, vidi!).

Beschreibung: Kelch: 9—10,5 mm lang, mit nabelförmigem Grund, Rippen ± stark rötlich überlaufen; beim Vergilben des Kelches bleiben die rötlich überlaufenen Nerven als solche markiert; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich relativ schnell erweiternd. Anthophor: 2—3 mm lang und 2—2,5 mm breit. Petalen: Nagel 6 mm lang, sehr breit; Platte 5 mm lang, ober- und unterseits dunkelrot, ± zur Hälfte gespalten, einzelne Lappen breit, spitz zulaufend (s. Abb. 6: d3). Frucht: Kapsel 6,5—8 mm lang, ± rund oder schwach-oval; Kapsel und Kelch gleich lang oder Kapsel bis zu 1 mm länger; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ca. 3 : 1 (s. Abb. 13: a3). Behaarung: Blattrand der Grundblätter kurz, locker bis dicht behaart, Haare im Bereich des Blattgrundes sehr lang und dicht (zottig!); unterer Stengel kahl oder zerstreut, sehr kurz anliegend behaart; Stengelblätter nur an den Rändern des Blattgrundes locker und kurz behaart. Hautränder der oberen Stengelblätter kaum oder locker, zuweilen auch dicht, länger und sehr dünn behaart; Hautrand der Kelchzipfel sehr kurz und ± dicht bewimpert (s. Abb. 10c); Anthophor mit kurzen, Stamina und Nagel der Petalen am Rand mit langen und sehr dünnen Haaren dicht besetzt (s. Abb. 10l). Samen: 1,6—1,8 mm breit, Testazellen an den Polen unregelmäßig spitz zulaufend, an den Seiten kurz und eng wellenförmig mit ± schwach zugespitzten Zähnen, Aufwölbung sehr variabel (s. Abb. 14c, 15c).

Verbreitung: Nordgriechenland, nur im nördlichen Teil vom Nom. Joannina (s. Karte 1 a). Die subsp. *rechingeri* ist ein Lokalendemit (Meusel et al. 1965) der scardo-pindischen Provinz (s. Karte 1b).

Specimina visa: Griechenland: Ipiros/Makedhonia: mt. Smolikas, 1300 bis 2000 m, Rechinger 20834 (Rech.; K). — Dto. 1524 m, pr. Samarina, Balls & Gourlay B 3556 (K). — Dto. 1800—1850 m, Stamatiadou 13540 (ATH). —: mt.

Abb. 10	Kelchzipfel (ca. 31×)	Blütenblatt Staubblatt	Knospe (ca. 18×)
S. reichenbachii	a	g (ca. 20×)	
S. radicosa subsp. *radicosa*	b/f	h (ca. 65×)	o
		i (ca. 10×)	
S. radicosa subsp. *rechingeri*	c	l (ca. 10×)	
S. radicosa subsp. *pseudoradicosa*	d	k (ca. 20×)	n
S. oligantha	e	m (ca. 10×)	

a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l
m
n
o
p
q

Pindhos, pr. Vovousa, 1600—1980 m, Rechinger 18589 (K; B; G; Rech.), dto. in jugo Katara, ca. 1600—1800 m, 18351 (K; Rech.), dto. pr. Perivoli, ca. 1700 bis 2100 m, 18504 / 18522 (Rech.; K; B). SW-Makedhonia: in montibus pr. Krania, 1450—1500 m, Greuter 9305 (ATH).

S. radicosa Boiss. & Heldr. subsp. **pseudoradicosa** Rechinger fil. in Bot. Jahrb. Syst. **80:** 320 (1961)

Holotypus: Griechenland, Evvoia, mt. Kandili: In ascensu ab Achmet Aga versus Hagios Sotir, 300—700 m (Rech. fil. 18214 W, vidi!).

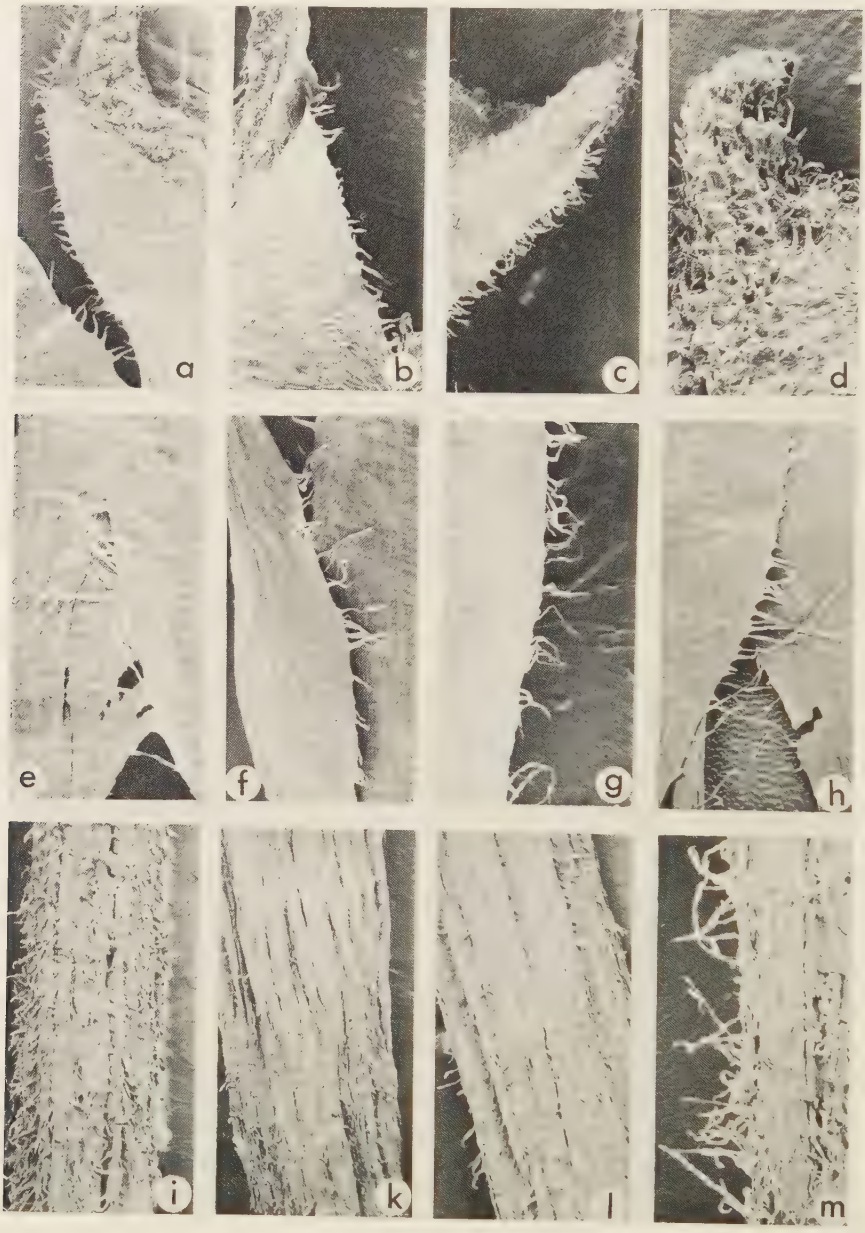
Beschreibung: Kelch: 7—8 mm lang, Grund meist gerade und nicht nabelförmig, Rippen nur selten rötlich überlaufen; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich relativ schnell erweiternd. Anthophor: 2—3 mm lang und 2—2,5 mm breit. Blüten: leicht nickend. Petalen: Nagel 5 mm lang; Platte 5 mm lang, oberseits grünlich-weiß, unterseits dunkelrot überlaufen, ± zur Hälfte gespalten, einzelne Lappen lang und schmal (s. Abb. 6: c3). Frucht: Kapsel 7—9 mm lang, kegelstumpfförmig mit abgerundeter Basis, Kapsel 3—4,5 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ca. 2,5 : 1 (s. Abb. 13: a4). Behaarung: Blattränder und Mittelrippe der Grundblätter mit kurzen, geraden oder geknieten Haaren locker bis dicht besetzt, Haare im Bereich des Blattgrundes nur wenig länger; Stengel und Anthophor unregelmäßig, sehr kurz und locker behaart; Blattgrund der mittleren und Hautrand der oberen Stengel- und Tragblätter locker bewimpert. Hautrand der Kelchzipfel etwas dichter bewimpert, doch niemals zottig (s. Abb. 10d), Stamina und Nagel der Petalen am Rand stets unbehaart (s. Abb. 10k). Samen: 2,0—2,1 mm breit, Testazellen an den Polen unregelmäßig breit und stumpf, an den Seiten kurz und breit wellenförmig mit stumpfen, zuweilen eckigen Zähnen, geringe Aufwölbung (s. Abb. 14e, f).

Verbreitung: Zentralgriechenland, Insel Euböa (Evvoia) (s. Karte 1a). Die subsp. *pseudoradicosa* ist ein Lokalendemit der ionisch-ägäischen Provinz (s. Karte 1b).

Specimina visa: Griechenland: Ins. Evvoia: mt. Kandhilion, pr. Prokopion, 300—500 m, Melzheimer VII. 1972 (Me.). — Dto. 300—700 m, Rechinger 18214 (G; Rech.), dto. 17009 (Rech.). —: pr. Pappadhes, Rechinger 19314 (K; B; Rech.). —: pr. Pagontas, Phitos 10287 (UPA).

Ökologie: *Silene radicosa* ist entsprechend ihrer Verbreitung auf der Balkanhalbinsel an mediterranes Klima mit reichlichem Winterregen angepaßt.

Abb. 11	Kelchzipfel (ca. 31×)	Blütenblatt Staubblatt (ca. 10×)	Anthophor (ca. 20×)
S. flavescens	a	e	k
S. thessalonica subsp. thessalonica	b		l
S. congesta subsp. *moreana*	c		o
S. congesta subsp. *congesta*	d	g	n
S. cephallenia subsp. *epirotica*	h	f	m
S. cephallenia subsp. *cephallenia*	i		
S. paeoniensis	q		p

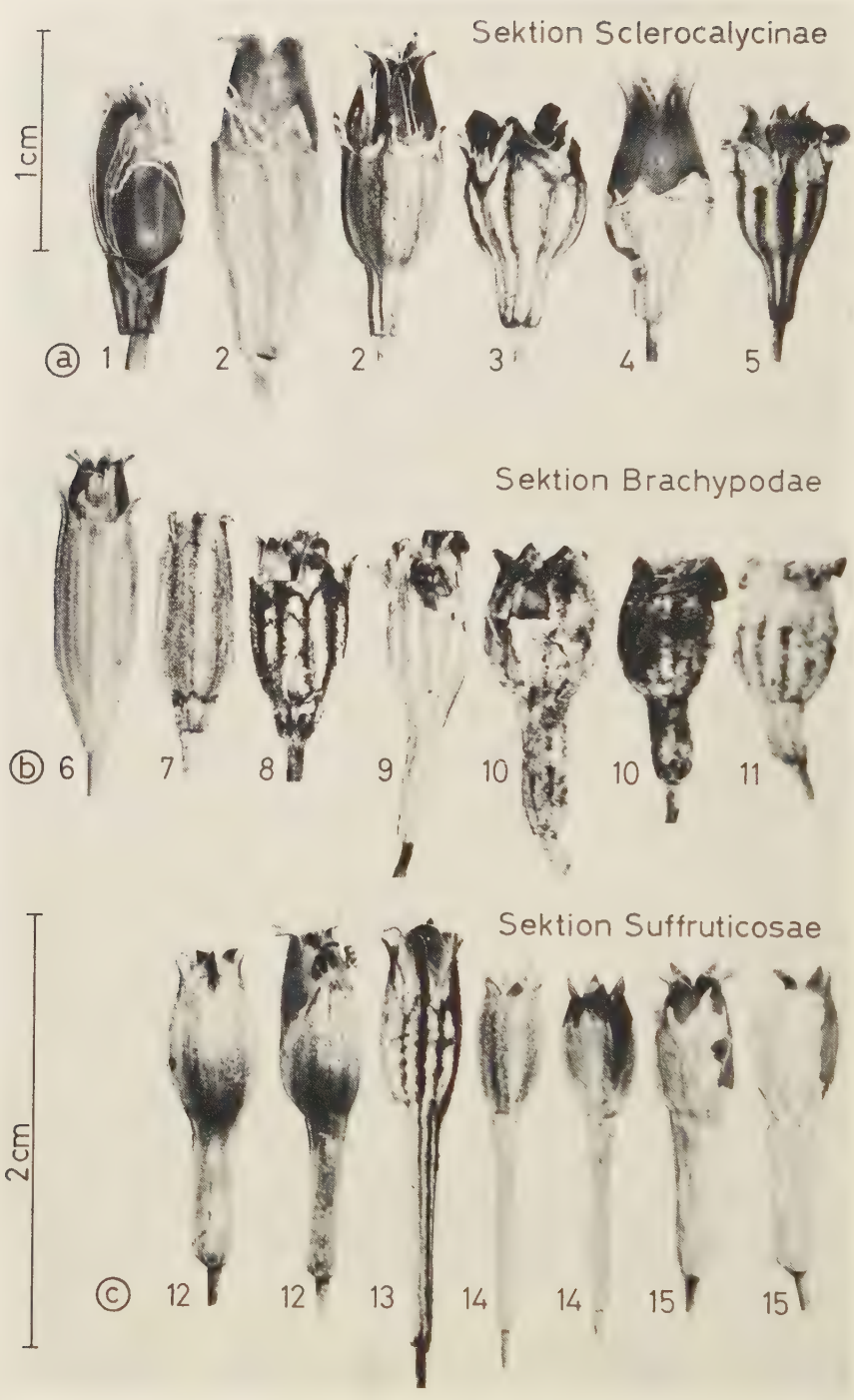

a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l
m

Gebiete mit sub- oder kontinentalmediterranem Klima entsprechen ebenfalls noch den klimatischen Ansprüchen. Der begrenzende Wachstumsfaktor ist nach meinen Beobachtungen die Temperatur. So ist *S. radicosa* weder in Gebieten (Klimatyp IV_1, s. Karte 1a) mit langer und warmer Sommertrockenzeit noch in denen mit größerer Winterkälte (z. B. IV_4) verbreitet. Der Standort der subsp. *rechingeri* im mediterran beeinflußten Gebirgsklima, mit sehr hohen Winterniederschlägen aber deutlicher Sommerdepression, ist daher m. E. bereits als ein Grenzstandort zu betrachten. Dagegen ist die subsp. *pseudoradicosa* in mediterranen Gebieten mit subtropischen Einflüssen, d. h. mit einer nicht so stark ausgeprägten Dürrezeit anzutreffen. *S. radicosa* bevorzugt mit ihren Unterarten flach- bis tiefgründige Böden unter *Abies cephalonica, Abis borissi-regis* und *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*. Sie ist daher nur ausnahmsweise auf (reinen) Schotterflächen der unteren bis mittleren Höhenlagen anzutreffen. Als Substrat wird kalkhaltiger Boden bevorzugt, aber auch Serpentin konnte zumindestens schon für die subsp. *pseudoradicosa* von Rechinger (1961) und Krause et al. (1963) festgestellt werden.

Variation: Entsprechend den unterschiedlichen Standorten und den damit verbundenen ökologischen Bedingungen ergibt sich speziell für *S. radicosa* subsp. *radicosa* eine relativ große Modifikabilität. Die Blätter der Population vom Chelmos Oros (Griechenland, Nom. Achaia) sind z. B. nur 18 mm, die der vom Katara-Paß (Griechenland, Nom. Trikala) dagegen sogar bis zu 65 mm lang (s. Abb. 4b). Die Kapselgröße kann ebenfalls im Minimum 6 mm und im Maximum 12 mm lang sein. Auch wie weit die Kapsel aus dem Kelch herausragt, ist sehr unterschiedlich. Da aber Kapselform, Kelchansatz und Kelchform während der Fruchtreife ± konstant sind, ist eine eindeutige Zuordnung zu den Unterarten dennoch möglich.

Was die Art der Behaarung betrifft, so ist diese nur von relativ geringem diagnostischem Wert für eine Zuordnung zu den einzelnen Unterarten. Lediglich die Behaarung im Bereich des Blattgrundes ist ein gutes Hilfsmerkmal für die Bestimmung aller Unterarten vor und nach der Blütezeit. Für die Bestimmung blühender Exemplare ist zusätzlich die Behaarung der

Abb. 12	Kelchzipfel (ca. 31×)	Blütenblatt (ca. 20×)	Anthopor (ca. 20×)
S. multicaulis subsp. *multicaulis* Italien, Abrutii, Gussone 1824)	a	e	i
S. multicaulis subsp. *multicaulis* (Griechenl., Peloponnes, Melzheimer 1972)	b	f	k
S. multicaulis subsp. *genistifolia*	c	g	l
S. linifolia	d	h	m


Sektion Sclerocalycinae
1cm
a 1 2 2 3 4 5
Sektion Brachypodae
b 6 7 8 9 10 10 11
Sektion Suffruticosae
2cm
c 12 12 13 14 14 15 15

Kelchzipfelränder bei subsp. *pseudoradicosa* (kurz und ± dicht, s. Abb. 10 n) und bei subsp. *radicosa* (lang und ± zottig, s. Abb. 10o) ein Hilfsmerkmal. Die Behaarung im Blütenbereich ist dagegen nur bei der stark behaarten subsp. *rechingeri* von Bedeutung (s. Abb. 10 l).

Die rote Färbung ist unterschiedlich ausgeprägt. Überraschend ist jedoch die intensive Rotfärbung der subsp. *rechingeri*. Leider konnte das Verhalten dieser Pflanzen nicht in der Kultur beobachtet werden. Ob auch hier die Ursache der „Rotfärbung" in dem Subtsrat Serpentin und/oder im Temperaturfaktor zu suchen ist (s. S. 27), kann z. Z. nicht abschließend beantwortet werden.

Systematische Stellung: Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Unterarten konnten bisher nur für subsp. *radicosa* und subsp. *pseudoradicosa* geklärt werden. Die subsp. *rechingeri* stand mir leider nicht als lebende Pflanze zur Verfügung. Nach den cytologischen Ergebnissen und den Kreuzungsexperimenten ist *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa* bereits deutlich von *S. radicosa* subsp. *radicosa* isoliert.

S. radicosa gehört zu der Sektion Sclerocalycinae (Boiss.) Shishkin. Auch Boissier (1867) und Rohrbach (1868) hatten *S. radicosa* mit *S. reichenbachii* neben anderen Arten dem § bzw. der Serie Sclerocalycinae zugeordnet. Chater & Walters (1964) haben diese von Shiskhin (1936) erweiterte Sektion übernommen. Chowdhuri (1957) hat dagegen auch hier eine Umgruppierung vorgenommen, und zwar entspricht nach ihm *Silene bupleuroides* dem Typ der Sektion Sclerocalycinae, wohingegen *S. radicosa* zur Sektion Chloranthae Subsektion Coronatae zu stellen ist.

Die Unterart subsp. *rechingeri* ist wegen der rundlichen Kapselform, der sehr stark behaarten Petalen und Stamina und auch wegen der ± intensiven (z. T. sogar sehr intensiven) roten Anfärbung der Kelchadern deutlich von subsp. *radicosa* und subsp. *pseudoradicosa* unterschieden. Diese — auch systematisch relevante — abweichende Merkmalsausprägung rechtfertigt deshalb die Schaffung dieser neuen Unterart von *S. radicosa*. Eine Unterscheidung der subsp. *rechingeri* von subsp. *radicosa* aufgrund der Testazellenform ist z. Z. noch nicht möglich, da die Variation der Testazellenform, auch im Vergleich zu der von *S. reichenbachii*, wegen fehlender Populationsuntersuchungen (Kultur- und Kreuzungsversuche) noch nicht eindeutig typisiert

Abb. 13. Kelch, Anthophor und Kapsel z. Z. der Fruchtreife (ca. 2,5×).
a) Sektion Sclerocalycinae: 1. *S. reichenbachii;* 2. *S. radicosa* subsp. *radicosa;* 3. *S. radicosa* subsp. *rechingeri;* 4. *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa;* 5. *S. oligantha.* — b) Sektion Brachypodae: 6. *S. flavescens;* 7. *S. thessalonica* subsp. *thessalonica;* 8. *S. thessalonica* subsp. *dictaea;* 9. *S. paeoniensis;* 10. *S. cephallenia* subsp. *epirotica;* 11. *S. congesta* subsp. *congesta.* — c) Sektion Suffruticosae: 12. *S. multicaulis* subsp. *multicaulis;* 13. *S. multicaulis* subsp. *genistifolia;* 14. *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina;* 15. *S. linifolia.*

werden kann. Dagegen sind die Testazellen für die subsp. *pseudoradicosa* und *S. oligantha* in typischer Weise ausgeprägt und auch hier dargestellt.

S. oligantha Boissier & Heldreich in Boiss. Diagn. 2 (1) 75 (1854)
= *S. radicosa* var. *breviflora* Boiss., Fl. Or. 1: 645 (1867) excl. *S. radicosa* var. *breviflora* Boiss. Fl. Or. Suppl. 105 (1888)
Holotypus: Griechenland, Thessalien, mt. Olimbos (Heldreich 2420, W, vidi!).

Beschreibung: Wuchs: immergrüne Pleiokormstaude mit verholzten Sproßbasen. Stengel: 2—5 (> 5), 20—45 cm hoch, gerade, selten schwach bogig aufsteigend, nicht klebrig. Grundblätter: grün, nicht sehr zahlreich, spatelig oder löffelförmig mit ± langem Blattstiel, 18—42 mm lang und 4—9 mm breit, sehr kurz bis kurz, selten länger zugespitzt (s. Abb. 4e). Stengelblätter: 3—5 Blattpaare, lange Internodien, bei ständig abnehmender Größe von schwach spatelig (die unteren) bis lineal (die oberen), die untersten Stengelblätter deutlich kleiner als die Grundblätter; Stengel- und Tragblätter hautrandig. Infloreszenz: botroider Thyrsus, Blüten einseitswendig, leicht nickend, Blütenstiele kürzer oder ± gleich lang wie der Kelch. Blüten: Kelch 7—8,5 mm lang, verwachsen, kurz—verkehrt—kegelförmig, an den Kelchzipfeln leicht halsförmig verengt, nabelförmiger Grund, derbhäutig mit 10 Nerven, „grüngestreift", Nerven — bis auf die anastomosierenden im Kelchzipfel — ± deutlich als Rippen hervortretend; Kelch während und nach der Fruchtzeit zunehmend vergilbend; Kelchzipfel dreieckig-spitz, hautrandig; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich allmählich erweiternd. Anthophor: 2—3 mm lang, 1—1,5 mm breit. Petalen: Nagel 6 mm lang, membranös, durchscheinend, oval, zur Basis stark verschmälert; Platte 6 mm lang, oberseits grünlich oder rosa, unterseits rötlich überlaufen, ± zur Hälfte gespalten, Lappen breit, spitz zulaufend; Nebenkrone: sehr kleine Papillen. Frucht: Kapsel 4,5—6 mm lang, breiteiförmig mit 6 ± stark zurückgebogenen Zähnen, Kapsel 1—3 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ~ 2 : 1 (s. Abb. 13: a5). Behaarung: Unterseite der Grundblätter und der unteren Stengelblätter sowie der untere Stengelbereich kurz und dicht behaart; Blattstiel und Blattgrund am Rand lang und dicht behaart; Behaarung des Stengels im mittleren Teil auslaufend; Hauträndер kurz oder länger und locker bis dünn, Hautrand der Kelchzipfel sehr kurz bewimpert; Petalen nur spärlich, sehr kurz behaart, Stamina stets unbehaart. Samen: 1,6 mm breit, graubraun; Testazellen vom Typ 1 (s. Abb. 3b: 1 sowie Abb. 14d, 15d), an den Polen ± gleichmäßig spitz zulaufend, z. T. gabelförmig, an den Seiten gleichmäßig wellenförmig, die einzelnen Zähne z. T. mit eckigen Enden; Aufwölbung der Testazellen sehr variabel.

Verbreitung: Balkanhalbinsel; *S. oligantha*, ein Lokalendemit der makedonisch-thrakischen Provinz, kommt nur am thessalischen Olymp vor (s. Karten 1a, b).

Specimina visa: Griechenland: Thessalia: mt. Olimbos, de Heldreich 2120 (GOET), dto. 2420 (W; K; GOET; G-Boiss.). — Dto. 1524 m, Orphanides 943 (W; W-Hal.). — Dto. Sintenis & Bornmüller 1172 (W; W-Hal.; K). — Dto. 1100 m, Greuter 9641 (ATH). — Dto. 900—1000 m, Stamatiadou 6793 (ATH). — Dto. 2100 m, Polunin 11039 (ATH). — Dto. 1000—1450 m, Melzheimer VII. 1972 (Me.).

Ökologie: *S. oligantha* ist, als Lokalendemit des thessalischen Olymps, dem kontinental-submediterranen Klima mit nur mäßiger Sommerdürre und ± ausgeprägter kalter Jahreszeit angepaßt. Als Standort ist auch für *S. oligantha* ein flach- bis tiefgründiger Boden im lichten Laubmischwald zwischen 1000 und 1300 m beobachtet worden.

Variation: Die Variation ist nach den Beobachtungen am Standort unerheblich.

Systematische Stellung: Die verwandtschaftlichen Beziehungen von *S. oligantha* zu *S. radicosa* können bis jetzt nur aufgrund der morphologischen Merkmale wahrscheinlich gemacht werden. Es war mir bis heute nicht möglich, lebende Pflanzen heranzuziehen oder in Kultur zu nehmen. Abgesehen von anderen Merkmalen, lassen die spatelförmigen und unterseits behaarten Blätter und der Standort keine Verwechslung mit *S. radicosa* zu. Die Gleichstellung von *S. oligantha* mit *S. radicosa* var. *breviflora* ist von Boissier (1867) selbst in der Flora Orientalis — abweichend von den Diagnosen — vorgenommen worden. In der Folgezeit ist dann von verschiedenen Autoren auch *Silene radicosa* var. *breviflora* fälschlich als Synonym zu *S. radicosa* gestellt worden.

4.2 Sektion Brachypodae (Boiss.) Chowdhuri

Immergrüne, allorhize Pleiokormstauden mit verholzten Sproßbasen oder immergrüne, niedrige bis sehr niedrige Halbsträucher; Blätter meist spatelig mit längerem oder kürzerem Blattstiel, behaart, selten unbehaart; Stengel wenige bis zahlreiche; Infloreszenz: Thyrsen, Doppelthyrsen, z. T. auch botroide Rispen; Kelch verwachsen, mit 10 anastomosierenden Nerven, „grüngestreift", Kelchzipfel selten länger als 1 mm; Petalen gespalten; Nebenkrone zu kleinen oder sehr kleinen Papillen reduziert; Kapsel rundlich, zylindrisch bis eiförmig, Anthophor 1—5,5 mm lang; Samen 1,1—1,4 mm breit, seitliche Zähne der Testazellen (Samenoberfläche) meist breit, seltener eng wellenförmig, kurz und breit bis zum Ende und abgerundet oder eckig, selten länger, dann aber zum Ende hin schmaler werdend und abgerundet.

Schlüssel der Arten

1 Stengel im Blütenbereich, Tragblätter und Kelch behaart
  2 Anthophor kurz, 1,5—2 mm lang . . . . . *S. flavescens*
  2′ Anthophor lang, 5—6 mm lang . . . . . *S. paeoniensis*
1′ Stengel im Blütenbereich, Tragblätter und Kelch drüsig behaart
  3 Anthophor 1—1,5 mm lang, Kapsel ± zylindrisch bis eiförmig . . . *S. thessalonica*
  3′ Anthophor länger, Kapsel rundlich
    4 Anthophor 1,5—2,5 mm lang; Oberfläche der Testazellen glatt oder etwas rauh, seitliche Zähne der Testazellen ± breit, eckig *S. congesta*

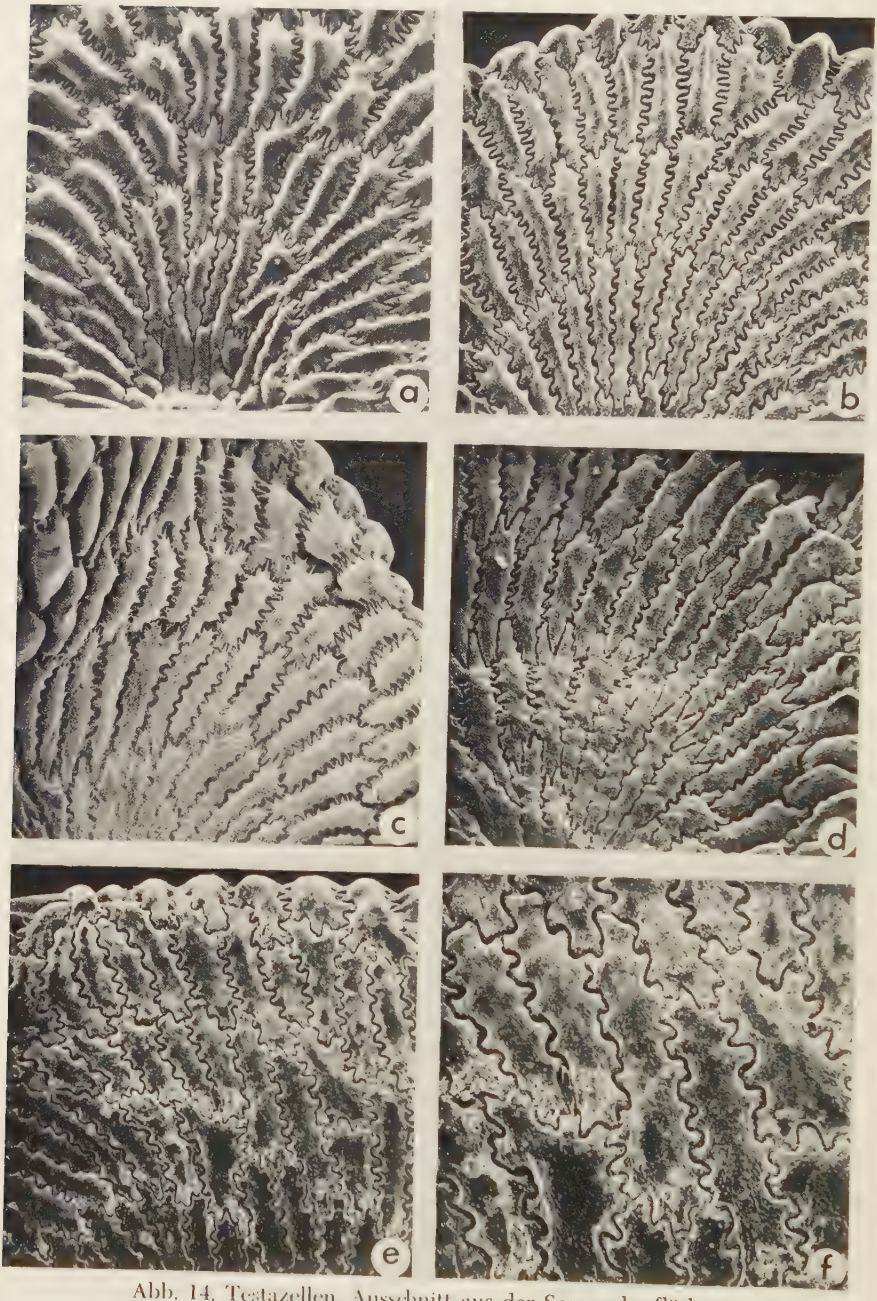


Abb. 14. Testazellen, Ausschnitt aus der Samenoberfläche.
a) *S. reichenbachii;* b) *S. radicosa* subsp. *radicosa;* c) *S. radicosa* subsp. *rechingeri;* d) *S. oligantha;* e), f) *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa.* a)—e): ca. 75×; f): ca. 162×.

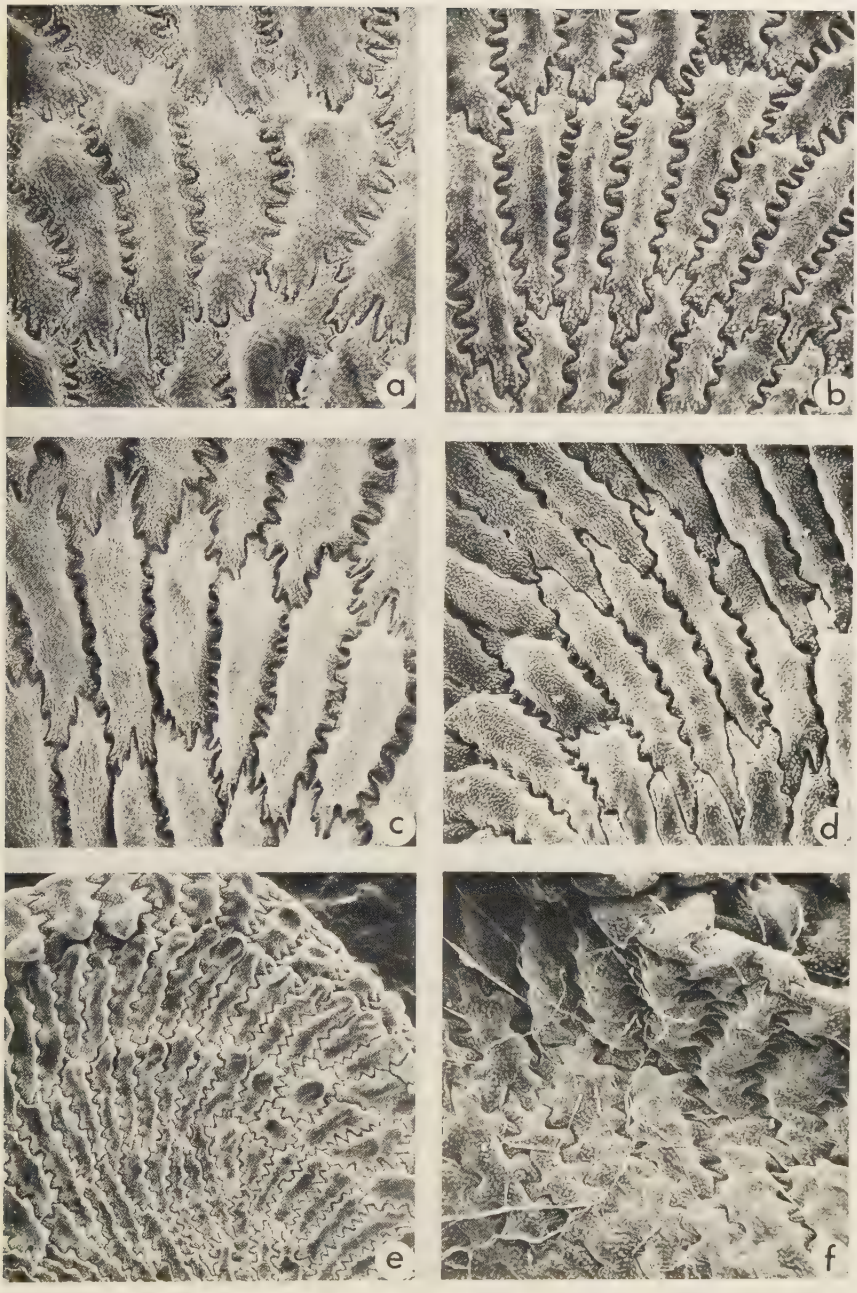


Abb. 15. Testazellen, Ausschnitt aus der Samenoberfläche.
a) *S. reichenbachii* (ca. 162×); b) *S. radicosa* subsp. *radicosa* (ca. 162×); c) *S. radicosa* subsp. *rechingeri* (ca. 156×); d) *S. oligantha* (ca. 168×); e) *S. thessalonica* subsp. *dictaea* (ca. 110×); f) *S. paeoniensis* (ca. 260×).

4' Anthophor 3,5—5,5 mm lang; Oberfläche der Testazellen rauh oder sehr rauh, seitliche Zähne der Testazellen zum Ende hin schmaler werdend und abgerundet . . . . . *S. cephallenia*

S. flavescens Waldstein & Kitaibel, Pl. Rar. Hung. 2: 191 (1805)
Icones: Waldst. & Kit. l. c. t. 175 (1805)
Typus: Rumänien, mt. Banat, „thermas Herculis" (non vidi!).

Beschreibung: Wuchs: immergrüne, allorhize Pleiokormstaude mit verholzten Sproßbasen. Stengel: (1–-)3—5(—8), 14—40 cm hoch, gerade oder schwach bogig aufsteigend. Grundblätter: grünweißlich bis grüngelb-weißlich, zahlreich, spatelig, mit langem Blattstiel, 15—55 mm lang und 3,5—11 mm breit, kurz oder länger zugespitzt (s. Abb. 4f). Stengelblätter: 5—8 Blattpaare, von spatelig (die unteren) bis lineal (die oberen), unterste Stengelblätter gleichgroß wie die Grundblätter; oberste Stengelblätter und Tragblätter hautrandig. Infloreszenz: botroide Rispe mit wenigen bis zahlreichen Blüten; Blütenstiele selten kürzer als der Kelch. Blüten: Kelch 7—12 mm lang, verwachsen, zylindrisch, mit nabelförmigem Grund, häutig, durch die 10 Nerven „grüngestreift", während und nach der Fruchtreife zunehmend vergilbend; Nerven unterhalb der 5 Kelchzipfel anastomosierend; Kelchzipfel spitzdreieckig, hautrandig; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich allmählich erweiternd. Anthophor: 1,5—2 mm lang, 1—1,5 mm breit. Petalen: Nagel 10 mm lang, membranös, durchscheinend, länglich-oval. Platte 6 mm lang, oberseits gelblich, unterseits grünlich, zu $^2/_3$ gespalten, einzelne Lappen linealisch und abgerundet; Nebenkrone: sehr kleine Papillen. Frucht: Kapsel 7—9 mm lang, zylindrisch bis schwach-eiförmig mit 6 ± stark zurückgebogenen Zähnen, Kapsel 1—2(—3) mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ca. 4 : 1 (s. Abb. 13: b6). Behaarung: einfache Haare; Blattflächen, Blattrand, unterster Stengelbereich, untere und oberste Stengelblätter, Tragblätter und Kelch (s. Abb. 11a) ± dicht, kurz, zuweilen auch länger behaart; Blattrand und Tragblätter am Rand dicht bewimpert; Anthophor sehr kurz und locker behaart (s. Abb. 11k); Petalen und Stamina unbehaart (s. Abb. 11e). Samen: 1,1—1,2 mm breit, dreieckig-nierenförmig, nahezu halbrund, zuweilen sogar herzförmig; rotbraun; Testazellen vom Typ 2 (s. Abb. 3b: 2, 16a, 17a), an den Polen unregelmäßig stumpf zugespitzt, an den Seiten eng wellenförmig mit ± langen, nach außen schmaler werdenden Zähnen, Oberfläche leicht rauh, ± aufgewölbt.

Verbreitung: Südosteuropa; Ungarn, SW-Rumänien, W- und SW-Bulgarien und SE-Jugoslawien (s. Karte 2a). (Adventiv auch in Norditalien, Garbari et a. 1974.) *S. flavescens* gehört hauptsächlich der Balkanischen Unterregion an (s. Karte 2b).

Specimina visa: Italien: Reg. Veneto: Padova, wild am Bot. Garten, Beguinot IV. — V. 1907—1909 (Z; WU).
Ungarn: Blocksberg bei Budapest — Ofen, Steinitz (B; Z). — Dto. Freyn V. 1873 (W). Pr. Budapest: Wagner V. 1921 (BM). Mt. Gerardi ad Budam, Borbas a. 1973 (Z). — Dto. Hermann a. 1884 (W; WU). Bude Gellerthegy, Richter VI. 1876 (W).
Rumänien: Banat: Baile Herculane, Eorien VIII. 1874 (Z). — Dto. Schneller VI. 1841 (W). — Dto. in fauce Prolar, Watzl VI. 1909 (WU). — Dto, Degen VII. 1895 (B; G). — Dto. Janker VI. 1870 (G). — Dto. Wierzbicki VI. 1841 (G). — Dto. Wagner a. 1924 (B). — Dto. Fiedler 8335 (B). — : in fauce Pecseneska, 300 m,

Fiedler 8335 (W; M). —: Mehadia, Heuffel a. 1835 (BM). —: in rupestris meridionalis, Steuffer VIII. 1893 (G).
Bulgarien: Stanimaka: Stribrny VII. 1909 (Z; M), dto. VII. 1897 (G). — Dto. Skrivanek VII. 1929 (M). Mt. Balkan: Wagner VIII. 1893 (Z; G; W). — Dto. Uromoff VIII. 1898 (G). Supra pagum Bačkova, Wagner VII. 1893 (G). Philippopolis: Pichler VI. 1890 (W; K). — Dto. Ronniger VII. 1930 (W). — Dto. mt. Saat-Tepe, Keck & Pichler VI. 1890 (WU; BM; G). Mt. Pirin: 700 m, Dimonie VI. 1909 (WU). Mt. Stoletov: 1300—1326 m, Merxmüller & Zollitsch 24624 (M). Bez. Smoljan: Rhodopen, Merxmüller & Zollitsch 24329 (M). — Dto. supra pagum Sotis, 350 m, Stiefelberger VII. 1909 (B). Plovdiv: Polunin 10431 (ATH). — Dto. Melzheimer VI. 1973 (Me.). Turnovo: Polunin 10601 (ATH).

Jugoslawien: Serbia: Pirot, Bierbach VI. 1903 (W). — Dto. Adamovic VII. 1902 (G). —: mt. Belava, 600 m, Adamovic VII. 1897 (WU), dto. VII. 1902 (Z). —: Bela Palanka, Adamovic VI. 1894 (M). —: in fauce Svrljiške inter Niš et Pirot, Merxmüller & Zollitsch 23865, 23867 (M). —: mt. Picevo, Turill VII. 1922 (K). Makedonija: in fauce Treska, 280 m, Roessler 6077 (M). — Dto. 300 m, Melzheimer VIII. 1972 (Me.). —: in valle Babuna, 300 m, Melzheimer VIII. 1972 (Me.). —: pr. Skopje, Vandas VII. 1913 (WU).

Ökologie: *S. flavescens* ist ein Vertreter subkontinentaler- bis kontinental-submediterraner Klimaregionen (s. Karte 2a). Die ausgeprägten, aber nicht sehr langen Winter sind ± niederschlagsarm und die Sommertrockenzeit mäßig. In den Gebirgen (z. B. Rhodopen) wächst *S. flavescens* z. T. sogar unter kontinental-klimatischen Bedingungen. Die Standorte sind meistens horizontale und vertikale Felsspalten der unteren bis mittleren Höhenlagen.

Variation und systematische Stellung: Länge und Dichte der Behaarung — jedoch hauptsächlich die der Stengelblätter und des Kelches — variieren ebenso stark wie Stengelhöhe, Stengelverzweigung und Anzahl der Blüten; so kann z. B. die Anzahl der Blüten je Stengel zwischen 1 und 22 schwanken. Diese Variationsbreite konnte an verschiedenen Exemplaren einer Population (Jugoslawien, Treskaschlucht) beobachtet werden. Eine ähnliche Variationsbreite innerhalb einer Population bei Pirot (S-Jugoslawien) veranlaßte Adamovic (1899), einige reichblütige Exemplare als *S. flavescens* var. *subspicata* zu beschreiben.

Die Zuordnung von *S. flavescens* zur Sektion Brachypodae ist seit Boissier (1867) und Rohrbach (1868), auch von Chater & Walters (1964), Coode & Cullen (1966) und Chowdhuri (1957), unverändert beibehalten worden.

S. thessalonica Boissier & Heldreich in Boiss. Diagn. 2 (1) 74 (1854).
S. thessalonica subsp. *thessalonica*
= *S. flavescens* var. *thessalonica* Halacsy, Beitr. Fl. Thessal. 7 (1892)
= *S. flavescens* var. *athoa* Bornm., Mitt. Thür. Bot. Ver. N. F. **36:** 45 (1925).

Holotypus: Griechenland, Makedhonia, in rupibus mt. Korthiati supra Thessalonicam, 450 m (Heldreich a. 1851, G-Boiss. vidi!).

Beschreibung: Wuchs: immergrüne, allorhize Pleiokormstaude mit verholzten Sproßbasen. Stengel: gerade oder schwach bogig aufsteigend, die oberen Internodien klebrig. Grundblätter: grün-weißlich bis grüngelb-weißlich, zahlreich, spatelig bis länglich-oval; kurz, selten länger zugespitzt. Stengelblätter: oberste Stengelblätter und Tragblätter hautrandig. Infloreszenz: botroide Rispe mit wenigen (z. T. einblütig) bis zahlreichen Blüten, Blütenstiele selten kürzer als der Kelch. Blüten: Kelch 8—10 mm lang, verwachsen, zylindrisch, mit nabelförmigem Grund, häutig, durch die 10 Nerven „grüngestreift", während und nach der Fruchtreife zunehmend vergilbend; Nerven unterhalb der 5 Kelchzipfel anastomosierend (s. Abb. 7: a1, a2, b1, b2); Kelchzipfel spitz-dreieckig, hautrandig; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich relativ schnell erweiternd. Anthophor: 1—1,5 mm lang, 1 mm breit. Petalen (s. Abb. 7: a3, b3): Nagel 10 mm lang, membranös, durscheinend, länglich; Platte 5 mm lang, oberseits gelblich, unterseits grünlich, höchstens zu 1/4 gespalten, Lappen unregelmäßig breit, ± zugespitzt; Nebenkrone: sehr kleine Papillen. Frucht: Kapsel 6—8,5 mm lang, ± zylindrisch bis eiförmig mit 6 ± stark zurückgebogenen Zähnen; Kapsel 0,5—1,5 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ca. 5 : 1. Behaarung: einfache Haare, Drüsenhaare; Blattflächen, Blattrand, unterster Stengelbereich, untere und mittlere Stengelblätter ± dicht, kurz behaart, Haare im mittleren Stengelbereich kürzer; obere Stengelblätter, Tragblätter, Blütenstiele und Kelch locker bis dicht drüsig behaart (s. Abb. 11a). Anthophor sehr kurz, ± dicht behaart (s. Abb. 11l). Samen: 1,0—1,1 mm breit, dreieckig-nierenförmig, nahezu halbrund, zuweilen auch herzförmig; dunkel-rostbraun; Testazellen vom Typ 1 (s. Abb. 3b: 1).

Verbreitung: Balkanhalbinsel, Nordostgriechenland und Nordostägäis, Insel Kreta (s. Abb. 2a).

Schlüssel der Unterarten

1 Stengel meist zahlreich (> 3); Grundblätter 15—25 mm lang, 3—5(—9) mm breit, zuweilen länger, selten kürzer; seitliche Zähne der Testazellen lang und ± stark zugespitzt; Vorkommen: N-Griechenland, N-Ägäis . . . subsp. *thessalonica*

1' Stengel 1—3, selten mehr; Grundblätter 8—15 mm lang, 2—4 mm breit, zuweilen auch bis 20 mm lang; seitliche Zähne der Testazellen kurz, ± spitzdreieckig; Vorkommen: Insel Kreta (Griechenland) . . subsp. *dictaea*

subsp. thessalonica

Beschreibung: Stengel: (2—)5—8(—10), 12—24 cm hoch. Grundblätter: mit langem Blattstiel, 12—25(—45) mm lang und 3—5(—9) mm breit (s. Abb. 4g). Stengelblätter: 5—8 Blattpaare, schwach verkehrt-eiförmig (die unteren) bis lineal (die oberen). Samen: Testazellen (s. Abb. 16b, 17b) an den Polen mit unregelmäßigen, breiten oder schmalen, stumpfen oder kurz zugespitzten Zähnen, an den Seiten mit langen, z. T. sehr langen, ± stark zugespitzten Zähnen; Oberfläche wenig rauh, kaum aufgewölbt, z. T. mit sehr niedrigen Warzen.

Verbreitung: Balkanhalbinsenl; die subsp. *thessalonica* ist bisher nur aus Zentral- und Ostmakedonien, Ostthessalien und von den ägäischen Inseln Lesbos und Thasos bekannt (s. Abb. 2a). Sie ist der makedonisch-thrakischen Provinz und der ägäischen Provinz zuzurechnen (s. Abb. 2b).

Specimina visa: Griechenland: Makedhonia: mt. Pangaion, 300 m, Stainton VI. 1959 (W), dto. 180 m, 7757 (K). — Dto. Phitos VI. 1965 (M; UPA). —: pr. Serrai, Rechinger 9156 (W; M; K; JE; BM). — : pr. Thessaloniki, Dimonie a. 1907 (B; G), dto. V. 1908 (Z; B; WU), dto. 150—250 m, V. 1909 (W; WU; JE). — Dto. Chortiatis, 500 m, de Heldreich VII. 1851 (W; G-Boiss.). — Dto. Adamovic 1903 (K), dto. VI. 1905 (Z; WU), dto. 1910 (Z). — Dto. Ramsbottom VII. 1918 (BM). —: Severni, Dörfler V. 1893 (WU). —: Edhessa, Dimonie VI. 1909 (M; G). —: mt. Santo, St. Anna. Pichler 117 (G-Boiss.). E-Makedhonia: pr. Xanthi, Stamatiadou 9905 (ATH). — Dto. TEDD 390 (K). —: Drama, Rechinger V. 1934 / VI. 1934 (BM), dto 6148 (K). —: fluv. Nestos, 60—100 m, Rechinger VI. 1936 (BM; K). —: pr. Kavalla, Rechinger VI. 1936 (BM). Tessalia: pr. Kalabaka, Haussknecht VII. 1885 (W). — Dto. Sintenis & Bornmüller 1052 (WU; JE; K). — Dto. 800 m, Halacsy VII. 1893 (W-Hal.). — Dto. Freyn 1052 (BM). —: Mon. Meteora supra Kalabaka, Haussknecht a. 1885 (JE). — Dto. 400 m, Melzheimer VIII. 1972 (Me.). Thraki: pr. Alexandroupolis, Rechinger V. 1934 (BM). Khalkidhiki: Ayion Oros, mt. Athos, Dimonie VII. 1908 (WU). — Dto. Hag. Lavra, Sintenis & Bornmüller 816 (WU; K; JE), dto. 846 (BM). — Dto. Hag. Lavra, Melzheimer VII. 1973 (Me.), dto. St. Annae, 300 m, VII. 1974 (Me.), dto. mt. Athos, 800 m/1000 m/1600 m, VII. 1974 (Me.). Ins. Lesvos: pr. Mitilini, mt. Olimbos, 800 m, Rechinger 5642 a (W; G). Ins. Thasos: inter pagos Limenas et Panayia, 300 m, Phitos X. 1966 (UPA). — Dto. Akropolis, Goulimy IX. 1957 (K; ATH), dto. in valle inter Prinos et Kalives, 200 m, 11409 (ATH). — Dto. Sintenis & Bornmüller 585 (G).

S. thessalonica Boiss. & Heldr. subsp. **dictaea** (Rechinger fil.) Melzheimer comb. et stat. nov.

Basionym: *S. dictaea* Rechinger fil., Denkschr. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl. **105** (2) 72 (1943)

Holotypus: Griechenland, Crete, mt. Lassithi, zwischen Kalkfelsen SE vom Gipfel Aphendi Christos oberhalb des Hirtenlagers Asphendami, ca. 1900 m (Rech. fil. 14355, W, vidi!).

Beschreibung: Stengel: 1—3(—5), 8—17 cm hoch. Grundblätter: mit kurzem Blattstiel, 8—20 mm lang und 2—4 mm breit (s. Abb. 4h). Stengelblätter: 3—5 Blattpaare, länglich-oval (die unteren) bis lineal (die oberen). Samen: Testazellen (s. Abb. 15f) an den Polen mit einzelnen unregelmäßigen, zugespitzten oder abgerundeten Zähnen, an den Seiten mit kurzen, ± spitz-dreieckigen, zuweilen auch eckigen Zähnen; Oberfläche wenig rauh, einzelne Zellen in Polnähe aufgewölbt.

Verbreitung: Insel Kreta; die subsp. *dictaea* ist ein Lokalendemit Ostkretas (distr. Lasithi) (s. Karte 2a).

Specimina visa: Griechenland: Ins. Crete: Ierapetra, mt. Afendis Hristos, 900 m—1700 m, Petamidis VII. 1972 (ATH). —: distr. Lasithi, 1800—2000 m, Rechinger 14355 (W; BM).

Ökologie: Die klimatischen Bedingungen für das Vorkommen von *S. thessalonica* sind — abweichend von denen der *S. flavescens* — im wesentlichen mediterran bis submediterran, d. h. ohne kontinentale Einflüsse (s. Karte 2a). Die Sommertrockenzeit ist also noch nicht zu stark und die kalte Jahreszeit ist — wenn auch nicht sehr lang — immer noch deutlich ausgeprägt. Als Stand-

ort bevorzugt S. *thessalonica*, ebenso wie S. *flavescens*, horizontale und vertikale Felsspalten der unteren bis mittleren Höhenlagen.

Die subsp. *dictaea* unterscheidet sich im Vorkommen von S. *thessalonica* weder in den klimatischen noch in den standörtlichen Bedingungen (s. Karte 2a).

Variation: *Silene thessalonica* variiert ähnlich wie S. *flavescens*. Auch hier lassen sich kurze und ein- bis wenigblütige sowie längere bis lange und reichblütige Belegexemplare vorweisen. Zum Beispiel konnte ich Belege dieser entsprechenden Variationsbreite in Griechenland (Mt. Athos, Hagion Lavra) sammeln. Entsprechende Kulturversuche mit Pflanzen einer Aussaat wurden unter verschiedenen Lichtverhältnissen (sonnig, schattig und sehr schattig) durchgeführt. Die Temperaturen im Gewächshaus waren im Sommer entsprechend tropisch oder warm. Die Ergebnisse bestätigten die beobachtete Variationsbreite von wenig bis sehr stark verzweigten Stengeln und wenigen bis zahlreichen Blüten je Stengel. Die Variation bezüglich der übrigen Merkmale ist unbedeutend.

Da die herbarisierten Exemplare (ATH, BM, W) von subsp. *dictaea* sehr einheitlich und mir selbst keine Gelände- und Kulturbeobachtungen möglich waren, sind zur Variabilität z. Z. keine Angaben möglich.

Systematische Stellung: S. *thessalonica*, von Boissier und Heldreich (1853) als eigene Art beschrieben, wird von Rohrbach als Unterart zu S. *flavescens* gestellt. Auch Chater & Walters (1964) halten den Artrang von S. *thessalonica* innerhalb der Sektion Brachypodae für nicht erwiesen. Chowdhuri (1957) geht dagegen vom Artcharakter aus und ordnet sie der Subsektion Erectae der Sektion Brachypodae zu. Coode & Cullen (1966) führen zwar in ihrer Bearbeitung nur S. *flavescens* an, ordnen ihr aber irrtümlich einen Beleg von Rechinger von der Insel Thasos zu, der eindeutig zu S. *thessalonica* gehört. Dafür spricht auch, daß S. *flavescens* nach meinen Untersuchungen im Süden der ostmoesischen Provinz bereits ihre südliche Arealgrenze erreicht (s. Karte 2a, 2b).

Die oben dargestellte Variation von subsp. *thessalonica* hatte Bornmüller (1925) veranlaßt, S. *thessalonica* vom Mt. Athos und der Insel Thasos als Varietät „*athoa*" neu zu beschreiben. Diese Belege (Specimina visa: Sintenis & Bornmüller 816, 585) sind aber identisch mit subsp. *thessalonica*.

S. *thessalonica* ist, wie die Ergebnisse der Kreuzungsversuche und der morphologischen Untersuchungen zeigen, mit S. *flavescens* sehr nahe verwandt, läßt sich aber durch die drüsige Behaarung des oberen Stengelbereiches und des Kelches, durch die Form der Testazellen und durch das eigene Areal gut von S. *flavescens* trennen.

Die von Rechinger (1943) als *Silene dictaea* beschriebene neue Art von Kreta entspricht in fast allen Merkmalen (auch dem Pollenmerkmal, vgl. dazu Melzheimer 1975) der *Silene thessalonica*. Wegen der deutlichen Unterschiede

in der Form der Testazellen der Samenoberfläche (s. Abb. 15f, 16b) — die sich als konstantes Merkmal erwiesen hat — kann *S. dictaea* nicht als Synonym zu *S. thessalonica* betrachtet werden. Auch wegen der großen Distanz zu dem Areal von subsp. *thessalonica* (s. Karte 2a) erscheint es z. Z. gerechtfertigt, die Inselsippe *S. dictaea* als Unterart zu *S. thessalonica* zu stellen. Wegen der noch ungeklärten genetischen Beziehungen (fehlende Kreuzungsversuche) sind weitere Aussagen über Art und Weise der Differenzierung dieser Inselsippe zur Zeit noch nicht möglich.

S. congesta Smith, in S. & Sm. Fl. Graec. Prodr. 1: 300 (1809)
S. congesta subsp. *congesta*
= *S. delphica* Boiss. & Heldr., in Boiss. Diagn. 2 (1) 73 (1854) pro parte

Typus: Griechenland, Sterea Ellas, „In montibus circa Athenas" (Smith a. 1809, OXF-Sibth., vidi!).

Beschreibung: Wuchs: immergrüner, niedriger bis sehr niedriger Halbstrauch. Stengel: 1—4, gerade, schwach oder stark bogig aufsteigend, die oberen Internodien klebrig. Grundblätter: grünweißlich bis grüngelb-weißlich, spatelig, mit sehr langem Blattstiel, 15—55 mm lang und 3,5—9 mm breit, sehr kurz, kurz oder länger zugespitzt (s. Abb. 4i, k). Stengelblätter: die unteren spatelig und die mittleren spatelig-lineal, die oberen lineal und sehr viel kleiner; oberste Stengelblätter und Tragblätter hautrandig. Infloreszenz: Thyrsen oder Doppelthyrsen mit wickeligen, meist kopfig entwickelten Partialinfloreszenzen; Blüten zahlreich, Blütenstiele sehr kurz, nur vereinzelt länger als der Kelch. Blüten: Kelch 7,5—9 mm lang, verwachsen, kegelförmig, mit nabelförmigem Grund, häutig, durch die 10 Nerven „grüngestreift", während und nach der Fruchtreife zunehmend vergilbend; Nerven unterhalb der 5 Kelchzipfel anastomosierend; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich sehr schnell erweiternd. Anthophor: 1,5—2 mm lang, 1—1,5 mm breit. Petalen: Nagel membranös, durchscheinend; Platte oberseits gelblich, unterseits grünlich. Nebenkrone: sehr kleine Papillen. Frucht: Kapsel 4,5—5,5 mm lang, kaum länger als breit, mit 6 ± stark zurückgebogenen kurzen Zähnen; Kapsel kaum oder höchstens 1 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ~ 3 : 1 (Abb. 13: b11). Behaarung: einfache Haare und Drüsenhaare; Blattflächen, Blattrand, unterster Stengelbereich, untere und mittlere Stengelblätter ± dicht und kurz behaart; obere Stengelblätter und mittlerer Stengelbereich locker und kurz behaart; Rand der Tragblätter dicht, Rand des Nagels in der Mitte locker bewimpert. Samen: 1,4 mm breit, dreieckig-nierenförmig, zuweilen auch herzförmig, braun bis dunkelrostbraun; Testazelle vom Typ 2 (s. Abb. 3b: 2).

Verbreitung: Balkanhalbinsel; Südgriechenland und Peloponnes (s. Karte 2a).

Schlüssel der Unterarten

1 Kelchzipfel dreieckig zugespitzt mit schmalem häutigen Rand; Blütenstiele und Kelch dicht drüsig behaart; Anthophor kurz oder länger dicht behaart; seitliche Zähne der Testazellen meistens abgerundet, Oberfläche rauh, Aufwölbung nur median . . . . . subsp. *congesta*

1′ Kelchzipfel dreieckig mit abgerundeter Spitze mit ± breitem häutigen Rand; Blütenstiele und Kelch sehr dicht drüsig behaart, Anthophor kurz und locker behaart; seitliche Zähne der Testazellen meistens eckig, Oberfläche glatt, Aufwölbung bis in die Zähne auslaufend . . . . . subsp. *moreana*

subsp. congesta

Beschreibung: Stengel: (20—)30—55(—65) cm hoch. Stengelblätter: 8—11 Blattpaare, Tragblätter oval-rundlich. Kelch: Kelchzipfel dreieckig zugespitzt, schmaler häutiger Rand (s. Abb. 8: b3). Petalen: Nagel 12 mm lang, länglich; Platte 10 mm lang, tief zweispaltig (5/6), Lappen linealisch, abgerundet (s. Abb. 8: b2). Behaarung Blütenstiele und Kelch dicht drüsig behaart (s. Abb. 11d), Anthophor kurz oder länger dicht behaart (s. Abb. 11n). Samen: Testazelle (s. Abb. 8: b1, 16c, 17c) an den Polen breit und stumpf, zuweilen auch zugespitzt, an den Seiten ± langgezogen wellenförmig; Zähne abgerundet, selten eckig; Oberfläche rauh und nur median aufgewölbt.

Verbreitung: Balkanhalbinsel; diese Subspecies ist hauptsächlich in Zentralgriechenland verbreitet (s. Karte 2a). Sie ist der ägäischen und ionisch-ägäischen Provinz sowie dem südlichen Teil der scardo-pindischen Provinz zuzurechnen (s. Karte 2b).

Specimina visa: Griechenland: Sterea Ellas: mt. Parnassos, pr. Delphi, 920 m, Orphanides 457 (WU; BM; W-Hal.; G; ATHU; K), dto. VIII. 1854 (K). — Dto. 975 m, de Heldreich VIII. 1848 (BM; K; G-Boiss.), dto. VII. 1852 / VIII. 1852 (G-Boiss.), dto. ca. 700 m, 283 (W-Hal.; G; K). — Dto. 1000—1050 m, Stamatiadou 16410 (ATH). — Dto. 400 m, Melzheimer VIII. 1974 (Me.), dto. 500 m, VII. 1972 (Me.), dto. 700 m, VIII. 1974 (Me.). —: pr. Itea, Goulimy X. 1960 (ATH). —: mt. Timfristos, 550 m, Stamatiadou 10373 (ATH). —: pr. Aitolikon, 100 m, Damboldt 177/71 (Damb.). —: mt. Giona, 750 m, Melzheimer VIII. 1974 (Me.). —: mt. Korax, Tuntas & Leonis VIII. 1896 (W-Hal.; G). Ipiros: pr. Sirakon, Baldacci 119 (WU; K; BM; G; W-Hal.). Locris: pr. Vitrinitza, Tuntas & Leonis VIII. 1896 (W-Hal.; G).

S. congesta Smith subsp. **moreana** Melzheimer subspec. nov.

= *S. delphica* Boiss. & Heldr., in Boiss. Diagn. 2 (1) 73 (1854) pro parte

differt a *S. congesta* subsp. *congesta:* bracteis et marginis late membranaceis unguibus longis et ovatis, laminis usque 3/4 bifidis, lobis late ovatis, pedicellis et calycibus dense et glandulose hirtis, anthophoro piloso, cellularum testae polis irregulariter late acuminatis et lateribus sinuatis et dentibus longis et latis plerumque angulatis, rarius rotundatis et superficiebus seminis levibus et convexis.

Typus: Griechenland, Peloponnisos, ad rupes in reg. mont. abietina supra Megaspilaion, 1200 m (Heldreich VII. 1848, G-Boiss., vidi!).

Beschreibung: Stengel: (15—)20—35(—40) cm hoch. Stengelblätter: 5—8 Blattpaare, Tragblätter länglich-oval. Kelch: Kelchzipfel dreieckig mit abgerundeter Spitze, ± breiter häutiger Rand (s. Abb. 8: a3); Petalen: Nagel 10 mm lang, oval-

länglich; Platte 8 mm lang, zu 3/4 zweispaltig, Lappen breit-oval (s. Abb. 8: a2). Behaarung: Blütenstiele und Kelch sehr dicht drüsig behaart (s. Abb. 11c), Anthophor locker, kurz behaart (s. Abb. 11o). Samen: Testazellen (s. Abb. 8: a1, 16d, 17d) an den Polen unregelmäßig breit zugespitzt, an den Seiten wellenförmig mit relativ langen und breiten, meist eckigen, selten abgerundeten Zähnen; Oberfläche glatt und aufgewölbt, Aufwölbung bis in die Zähne auslaufend.

Verbreitung: Balkanhalbinsel; diese Unterart ist nur auf der griechischen Halbinsel Peloponnes (einem Teil der ägäischen Provinz, s. Karte 2b) verbreitet (s. Karte 2a).

Specimina visa: Griechenland: N-Peloponnisos: Megaspilaion, 800 m, Halacsy VI. 1893 (WU; B; W-Hal.). — Dto. Grimberg VI. 1893 (WU). — Dto. 500—600 m, Bornmüller 214 (K), dto. ca. 950 m, 212 (BM; G). — Dto. 1220 m, de Heldreich VII. 1848 (G-Boiss.). — Dto. Damboldt 260/72 (Damb.). — Dto. 800 m, Melzheimer VIII. 1972 (Me.). — Dto. Lager VII. 1901 (BM; G; K). — Dto. Goulimy X. 1956 (K). — Dto. Beauvard 596 (G). —: Aiyion, Phitos 8079 (ATH). — Dto. Damboldt 713/69 (Damb.). —: mt. Killini, Pichler VII. 1876 (K; G-Boiss.; BM; W-Hal.). — Dto. ca. 1200 m, de Heldreich VII. 1871 (G-Boiss.). —: mt. Chelmos, Orphanides 310 (G-Boiss.). — Dto. 1070 m, Atchley 480 (K). S-Peloponnisos: mt. Taiyetos, Davis & Barcley (K). — Dto. Orphanides 1123 (K; W-Hal.; G). — Dto. Pichler VI. 1876 (K; W-Hal.). — Dto. 600 m, Goulimy XI. 1956 (K).

Ökologie: Die klimatischen Bedingungen der angegebenen Provinzen sind mediterran mit reichlichen Winterregen. Für *Silene congesta* subsp. *congesta* kommen aber auch submediterrane Verhältnisse mit größerer Winterkälte in Betracht (s. Karte 2a).

Als Standort sind hauptsächlich horizontale und vertikale Kalk- und Konglomeratfelsspalten der mittleren Höhenlagen beobachtet worden.

Variation: Bei beiden Unterarten der *Silene congesta* variieren Stengelhöhe, Blattgröße und Anzahl der Partialinfloreszenzen erheblich. Auch die Blütezeit differiert um mehrere Wochen zwischen den einzelnen Populationen beider Unterarten. Besonders auffällig ist die bis zu 6 Wochen spätere Blütezeit der Population von *S. congesta* subsp. *congesta* von Delphi (Griechenland: Sterea Ellas, Mt. Parnass), die m. E. wohl auf die größere Winterkälte des Parnassos-Gebirges im Vergleich zu anderen Standorten zurückzuführen ist.

Systematische Stellung: *Silene congesta* wurde von Smith in Sibthorp & Smith (1806) „aus den Bergen von Athen" beschrieben. Bossier (1854) hat dann, obwohl ihm diese Art unbekannt war, die verschiedenen Belege von Heldreich und Orphanides vom Mt. Parnass, Mt. Chelmos und von Megaspilaion (Peloponnes) in seinen Diagnosen als neue Art *Silene delphica* beschrieben. Er ordnete alle Belege dieser Art zu, bemerkte aber ergänzend, daß ihm die eigentliche *S. congesta* von Smith „aus den Bergen von Athen" unbekannt sei, daß sie aber vielleicht der *Silene gigantea* nahestünde. In seiner Flora Orientalis (1867) setzte Boissier jedoch bereits *S. delphica* als Synonym zu *S. congesta*.

Aufgrund meiner Untersuchungen an den Testazellen der Samen dieser Unterart konnte nun ein Unterschied zwischen den Populationen des Peloponnes (Mt. Chelmos, Megaspilaion) und denen Zentralgriechenlands (Mt. Parnass) festgestellt werden. Eingehende morphologische Untersuchungen erbrachten weitere Unterschiede im Blütenbereich. Mit Hilfe dieser Differentialmerkmale konnte nun der Typus im Sibthorp-Herbarium (OXF) einwandfrei als *Silene congesta* subsp. *congesta* identifiziert werden. Auch die übrigen Populationen (s. Karte 2a) konnten *S. congesta* subsp. *congesta* zugeordnet werden. *S. congesta,* im Sinne von Smith in Sibthorp & Smith (1806), ist demnach mit *S. congesta* subsp. *congesta* synonym. Für die Populationen des nördlichen und südlichen Peloponnes (s. Karte 2a) wird daher die neue Unterart subsp. *moreana* beschrieben.

Die Zuordnung von *Silene congesta* zur Sektion Brachypodae ist seit Bossier (1867) sowohl bei Chater & Walters (1964) als auch bei Chowdhuri (1957) im wesentlichen nicht geändert worden. Rohrbach (1868) hatte dagegen *S. congesta* zusammen mit *S. otites* der Serie Otitae innerhalb der Sektion Botryosilene unterstellt.

S. cephallenia Heldreich, Fl. Cephal. 26 (1882)

S. cephallenia subsp. *cephallenia*

Holotypus: Griechenland, Ins. Kefallinia, rupibus excelsis faucium Steno supra Poros (Heldreich 2144, G-Boiss., vidi!).

Beschreibung: Wuchs: allorhize, immergrüne Pleiokormstaude mit verholzten Sproßbasen oder niedriger bis sehr niedriger immergrüner Halbstrauch. Stengel: Internodien im oberen Stengelbereich klebrig. Infloreszenz: Thyrsen oder Doppelthyrsen mit wickeligen, meist kopfig entwickelten Partialinfloreszenzen. Blüten: Kelch 9,5—11 mm lang, verwachsen, zylindrisch bis schwach kegelförmig mit nabelförmigem Grund, häutig, durch die 10 Nerven „grüngestreift", während und nach der Fruchtreife zunehmend vergilbend; Nerven unterhalb der 5 Kelchzipfel anastomosierend (s. Abb. 7: d1, d2); Kelchzipfel spitzdreieckig mit ± breitem Hautrand; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich schnell erweiternd. Anthophor: 3,5—5,5 mm lang und 1,5—2 mm breit. Frucht: Kapsel 6—7 mm lang, 4—5 mm breit, stumpf-eiförmig, mit 6 leicht zurückgebogenen Zähnen; Kapsel kaum länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ~ 1 : 1 (s. Abb. 13: b10). Behaarung: einfache Haare, Drüsenhaare. Samen: 1,1—1,2 mm breit, dreieckig nierenförmig, nahezu halbrund, zuweilen sogar herzförmig, braun bis dunkelrostbraun; Testazellen vom Typ 2 (s. Abb. 3b: 2).

Verbreitung: Balkanhalbinsel; westliches Nord- und Zentralgriechenland.

Schlüssel der Unterarten

1 Grundblätter grün, selten grüngelblich, lanzettförmig bis spatelig, Blätter selten länger als 35 mm, Nebenkrone kaum sichtbar; Anthophor kurz und

dicht behaart; Testazellen an den Seiten langgezogen wellenförmig, Oberfläche sehr rauh . . . . . subsp. *cephallenia*

1' Grundblätter grüngelblich, lineal bis lanzettförmig, bis zu 62 mm lang und selten kürzer als 30 mm, Nebenkrone 1—1,5 mm lang; Anthophor kurz und locker behaart; Testazellen an den Seiten wellenförmig mit längeren, nach außen schmaler werdenden Zähnen, Oberfläche rauh subsp. *epirotica*

subsp. cephallenia

Beschreibung: Wuchs: meist immergrüner, sehr niedriger Halbstrauch, seltener immergrüne Pleiokormstaude mit verholzten Sproßbasen. Stengel: 1—5 (> 5), 4—8 cm und 20—40 cm hoch, gerade oder schwach bogig aufsteigend. Grundblätter: grün, nur selten grüngelblich, zahlreich, lanzettförmig bis ± spatelig, lang zugespitzt, mit kürzerem oder längerem Blattstiel, 12—30 mm und 30—45 mm lang, sowie 1,5—3 mm und 3—5 mm breit (s. Abb. 4 l). Stengelblätter: sehr wenige (1—3) Blattpaare, dann auch nur kurz linealisch, oder mehrere (7—9) Blattpaare, die unteren schwach spatelig, die oberen linealisch, oberste Stengelblätter und Tragblätter hautrandig. Infloreszenz: meist mit zahlreichen Blüten; Blütenstiel gleich lang, länger oder kürzer als der Kelch. Petalen (s. Abb. 7: d3): Nagel: 8 mm, membranös, durchscheinend, länglich; Platte: 6 mm, oberseits gelb-weißlich, unterseits schwach grünlich, bis zur Hälfte gespalten, einzelne Lappen schmal und abgerundet; Nebenkrone: sehr kleine Papillen. Behaarung: Blattflächen, Blattrand und unterster Stengelbereich kurz und locker bis dicht behaart; Tragblätter sowie mittlere und obere Stengelblätter auf den Flächen sehr kurz und sehr locker, an den Rändern etwas länger und dichter behaart; Tragblätter, Blütenstiele und Kelch locker bis dicht drüsig behaart; Hautrand der Kelchzipfel locker mit sehr dünnen, kurzen Haaren besetzt (s. Abb. 11i); Anthophor kurz und dicht behaart (s. Abb. 11n). Samen: Testazellen (s. Abb. 16e, 17e) an den Polen kurz und unregelmäßig zugespitzt, stumpf, an den Seiten langgezogen wellenförmig, Zähne kurz, abgerundet, selten zugespitzt; Oberfläche besonders rauh, aufgewölbt.

Verbreitung: Griechenland; Insel Kefallinia (s. Karte 2a), die subsp. *cephallenia* ist ein Lokalendemit der adriatisch-ionischen Provinz (s. Karte 2b).

Specimina visa: Griechenland: Ins. Kefallinia: pr. Poros, de Heldreich 2144 (G-Boiss.), dto. VIII. 1872 (W-Hal.). — Dto. in fauce Kraneas, Damboldt 693/69 (Damb.). — Dto. Phitos 10348 (ATH).

S. cephallenia Heldr. subsp. **epirotica** Melzheimer, subspec. nov.

differt a *S. cephallenia* subsp. *cephallenia:* foliis basalibus linealibus vel lanceolatis 25—62 mm longis, 1,5—2 mm latis, viridiflavis; bracteis latis membranaceis, inflorescentia pauciflora, paracorollis 1—1,5 mm longis, anthophoris pilosis, pedicellis dense et glandulose-pilosis, cellularum testae polis latis et obtusis, interdum latis et acuminatis dentibus laterum sinuatorum praeacutis.

= *S. linifolia* sensu Baldacci Malpighia 8 (1—2) 85 (1894) non Smith in S. & Sm. (1809).

· *S. linifolia* var. *glandulosa* Bald. Nuov. Giorn. Bot. Ital. N.S. 4 (4) 400 (1897).

Typus: Griechenland, Ipiros, in rupestribus ad coenobium mt. Zalongos, distr. Prevesa (Baldacci 19, W-Hal., vidi!).

Beschreibung: Wuchs: meist immergrüne Pleiokormstaude mit verholzten Sproßbasen, seltener sehr niedriger Halbstrauch. Stengel: 2—4, 18—40 cm hoch, gerade oder schwach aufsteigend. Grundblätter: grüngelblich, zahlreich, lanzettförmig, zuweilen lineal, lang zugespitzt und mit sehr langem Blattstiel, 25—62 mm lang und 1,5—2 mm breit (s. Abb. 4m). Stengelblätter: 5—8 Blattpaare, bei ständig abnehmender Größe von lanzettförmig (die unteren) bis lineal (die oberen), oberste Stengelblätter schmal, Tragblätter breit hautrandig. Infloreszenz: meist mit wenigen Blüten, Blütenstiel kürzer — selten mehr als halbsolang wie der Kelch. Petalen: Nagel 9 mm, membranös, durchscheinend, länglich; Platte: 7 mm, oberseits schwach grünlich, unterseits grünlich, zuweilen rötlich überlaufen, bis zur Hälfte gespalten, einzelne Lappen breit und abgerundet. Nebenkrone: 1—1,5 mm lange, spitze Papillen. Behaarung: Untere Blattflächen locker bis zerstreut, Blattstiel zuweilen auch dichter, kurz behaart. Fläche der mittleren und oberen Stengelblätter nahezu unbehaart; Behaarung der Blattränder stets etwas länger und dichter als die der Blattflächen; Tragblätter und Kelch zerstreut bis locker, Blütenstiele dicht drüsig behaart. Hautrand der Kelchzipfel mit sehr dünnen, kurzen Haaren besetzt (s. Abb. 11h), z. T. Hautrand zerfranst. Anthophor kurz und locker behaart (s. Abb. 11o). Samen: Testazellen (s. Abb. 16f, 17f) an den Polen breit und stumpf, zuweilen auch breit, zugespitzt, an den Seiten wellenförmig, Zähne nach außen schmaler werdend, abgerundet; Oberfläche wenig aufgewölbt, rauh.

Verbreitung: Balkanhalbinsel; im Westen von Nord- und Zentralgriechenland (s. Karte 2a); die subsp. *epirotica* ist ein Endemit der ionisch-ägäischen und der scardo-pindischen Provinz (s. Karte 2b).

Specimina visa: Griechenland: Ipiros: mt. Mitsikeli, Baldacci 298 (W-Hal.; WU; G). —: mt. Zalongos, Baldacci 19 (W-Hal.; WU; G; K). —: Monodendrion, 600—1000 m, Stamatiadou 6691 (ATH; Rech.), dto. 750 m, 6726 (Rech.; UPA; ATH). — Dto. in fauce Vikos, 450 m, Melzheimer VIII. 1972 (Me.). — Dto. 610 m, Cambridge Uni. Exp. 31 (K). — Dto. 300—800 m, Rechinger 21130 (G; B; K). Sterea Ellas: pr. Mytikas, 30—100 m, Maire & Petitmengin 335 (W-Hal.).
Albanien: Distr. Vallona: mt. Kudesi, Baldacci 54 (M; G; WU). Distr. Gjinokastre: Lunxheries Range, 915 m, Alston & Sandwith 2318 (K), dto. 1070 m, 2168 (K), dto. 915 m, 2318 (K). Distr. Sarande: Alston & Sandwith 1404 (K). Pelupe-Paß, 1525 m, Guiseppe VI. 1937 (K). Distr. Premeti: Keijgnia, Baldacci 5 (G; K).

Ökologie: Die klimatischen Bedingungen für die beiden Lokalendemiten sind etwas unterschiedlich: die Unterart *cephallenia* mediterran mit reichlichen Winterregen und längerer Dürrezeit und die Unterart *epirotica* submediterran mit hohen Winterniederschlägen und viel kürzerer Dürrezeit (s. Karte 2a).

Die vertikalen Kalkfelsspalten der unteren bis mittleren Höhenlagen sind die für beide Unterarten bevorzugten Standorte.

Variation: Die Variation der *Silene cephallenia* subsp. *cephallenia* ist — wie auch schon aus der Beschreibung ersichtlich — bezüglich der Stengelhöhe enorm. Besonders auffällig dabei ist, daß in der Anzahl der Blüten je Infloreszenz jedoch nur geringe Unterschiede zu beobachten sind. Da mir selbst dieser Inselstandort nicht bekannt ist, können nur mikroklimatische Bedingungen (z. B. Wind bzw. fehlender Windschutz; Wasser) als Ursache wahrschein-

lich gemacht werden, zumal andere Belegexemplare von Damboldt & Phitos nicht dem niedrigen Wuchstyp entsprechen. Die subsp. *epirotica* ist dagegen im Habitus relativ einheitlich. Die Blütenzahl kann von 2—7 je Stengel variieren.

Systematische Stellung: Die von Heldreich (1882) beschriebene Inselsippe von *S. cephallenia* ist aufgrund des Habitus, der Blattform und -größe, einiger Blütenmerkmale und der Form der Testazellen deutlich von den Festlandspopulationen verschieden. Eine Aufteilung der *S. cephallenia* in zwei Unterarten erschien daher gerechtfertigt. Dagegen ist der Rang einer Art für beide Taxa wegen der morphologischen Ähnlichkeiten und auch wegen der schon von Rechinger (1947, 1949), Damboldt & Phitos (1970) u. a. dargestellten engen pflanzengeographischen Beziehungen zwischen den dem Festland vorgelagerten griechischen Inseln und dem Festland nicht angebracht.

S. cephallenia ist aufgrund der Ergebnisse der Kreuzungsversuche (s. S. 72 f.) mit *S. congesta* eng verwandt. Auch nach den morphologischen Untersuchungen haben beide mehr gemeinsame als trennende Merkmale. Die Länge des Anthophors und damit das Kapsel-Anthophorverhältnis hatte dazu geführt, daß beispielsweise Damboldt & Phitos (1970) *S. cephallenia* neben *S. linifolia* zur Sektion Suffruticosae stellten. Nach ihrer Auffassung sprach der längere Karpophor u. a. für eine nähere Verwandtschaft zu *S. linifolia*. *S. cephallenia* ist aber neben *S. congesta* der Sektion Brachypodae zuzuordnen. Auch Boissier (1888) und Heldreich (1882) hatten schon *S. cephallenia* der Sektion Brachypodae zugeordnet. Chowdhuri (1957) ist auch hier — wie schon bei *S. congesta* — dieser Auffassung gefolgt. Er unterscheidet lediglich nach der Stellung der Blütenstiele zur Zeit der Fruchtreife die Subsektionen „Erecti" und „Nutantes". Danach gehört *S. congesta* zur Subsektion Erecti und *S. cephallenia* zur Subsektion Nutantes. Da diese oder jene Haltung der Blütenstiele sowohl bei *S. congesta* als auch bei *S. cephallenia* zu beobachten ist, schließe ich mich der schon von Damboldt & Phitos (1970) geäußerten Meinung an, daß diese Trennung unnatürlich ist.

Chater & Walters (1964) haben dagegen *S. cephallenia* und auch *S. paeoniensis* (s. unten) zusammen mit *S. multicaulis*, *S. saxifraga* und anderen Arten der Sektion Suffruticosae zugeordnet. Aber sowohl *S. cephallenia* als auch *S. paeoniensis* entsprechen im Habitus, in den Blütenmerkmalen und der Art der Behaarung meiner Meinung nach eindeutig den Arten der Sektion Brachypodae.

Silene paeoniensis Bornm., Mitt. Thür. Bot. Ver. N. F. 36: 44—45 (1925)

= *S. paeoniensis* var. *depauperata* Bornm. (s. l.) 36: 44—45 (1925)

Typus: Jugoslawien; Kalkfelsen am Babuna-Durchbruch bei Veles (Burgeff V 1918, M, vidi!; Isotypus JE).

Beschreibung: Wuchs: immergrüne, allorhize Pleiokormstaude mit verholzten Sproßbasen. Stengel: 2—6, 20—34 cm hoch, gerade oder schwach bogig aufsteigend. Grundblätter: grüngelb-weißlich, nicht sehr zahlreich, spatelig, mit kurzem Blattstiel; 8—18 mm lang (um 3—6 mm kürzer als die untersten Stengelblätter) und 2,5—4 mm breit, deutlich zugespitzt (s. Abb. 4n). Stengelblätter: 7—10 Blattpaare, bei ständig abnehmender Größe von lanzettförmig (die unteren und mittleren) bis lineal (die oberen), mittlere Stengelblätter deutlich schmaler; Tragblätter hautrandig. Infloreszenz: botroide Rispe mit wenigen Blüten, Blütenstiele selten länger als der Kelch. Blüten: Kelch 11—13 mm lang, verwachsen, lang, schwach kegelförmig mit nabelförmigem Grund, häutig, durch die 10 Nerven undeutlich „grüngestreift", zuweilen rötlich überlaufen, während und nach der Fruchtreife zunehmend vergilbend. Nerven unterhalb der 5 Kelchzipfel anastomosierend (s. Abb. 7: c1, c2); Kelchzipfel spitz-dreieckig, lang, ± breiter häutiger Rand; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich schnell erweiternd. Anthophor: 5—6 mm lang, 1—1,5 mm breit. Petalen: (s. Abb. 7: c3): Nagel 6 mm lang, membranös, durchscheinend; Platte 6 mm lang, oberseits gelblich, unterseits grünlich bis bräunlich; Nebenkrone: sehr kleine Papillen. Frucht: Kapsel 6—7 mm lang, nahezu eiförmig mit 6, nur schwach zurückgebogenen Zähnen, Kapsel nur selten länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor annähernd 1 : 1 (s. Abb. 13: b9). Behaarung: einfache Haare; Blattflächen, Blattrand, unterer Stengelbereich, untere Stengelblätter, Tragblätter, Blütenstiele und Kelch ± dicht, kurz behaart; Hautrand der Tragblätter und Kelchzipfel bewimpert (s. Abb. 11q); Anthophor locker behaart (s. Abb. 11p). Samen: genaue Beschreibung nicht möglich, da kein ausgereifter Samen vorlag. Die Testazellen entsprechen dem Typ 2 (s. Abb. 3b: 2, 15f).

Verbreitung: *Silene paeoniensis* ist nach den Herbarbelegen nur aus der jugoslawischen Provinz „Paeonia" (Serbien) bekannt (s. Karte 2a). In der Literatur finden sich ebenfalls keine weiteren Fundortsangaben. Es handelt sich also um einen Endemiten (evtl. Lokalendemiten) der scardo-pindischen Provinz (s. Karte 2b).

Specimina visa: Jugoslawien: Serbien: An Felsen des Ogletrückens, 800 m, Herzog 194 (JE; M); Serbien, Gneisfelsen im Zadukatal, 750 m, Herzog 108 (M).

Ökologie: Soweit aus dem Habitus der Herbarbelege zu entnehmen ist, zählt *Silene paeoniensis* zu den Felsspaltenpflanzen der mittleren Höhenlagen (750 m und 800 m). Die fahle Farbe und die stark verkürzten Sproßbasen lassen auf einen stark sonnenbestrahlten Standort schließen, zumal das Datum der Aufsammlung noch zu Beginn der mediterranen Sommertrockenzeit liegt. Der Klimatyp (s. Karte 2a) deutet auf hohe Gegensätze bezüglich der Temperatur und Wasserversorgung zwischen den Jahreszeiten hin.

Variation und systematische Stellung: Zur genauen Beurteilung der Variation fehlen weitere Belege. Außer in der Staatssammlung München (M) und in dem Herbarium Haussknecht Jena (JE) war in keinem der genannten Herbarien ein weiteres Exemplar vorhanden. Ob möglicherweise im Privatherbar von Micevsky/Skopje *S. paeoniensis* vorhanden ist, konnte trotz Anfrage nicht geklärt werden. Auch während meiner Exkursionen 1972 und 1974 wurde nur *Silene flavescens* im Mündungsbereich der Babuna bei Tito

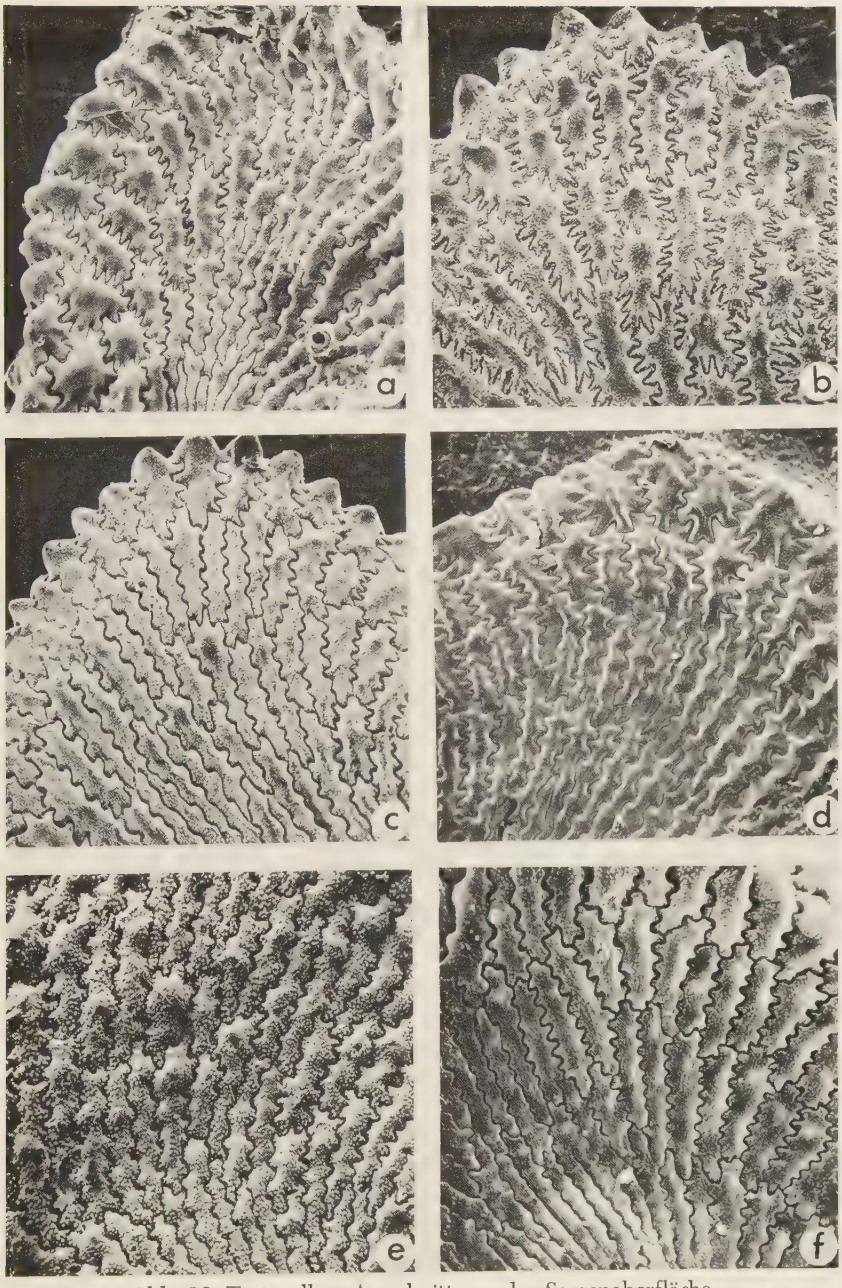


Abb. 16. Testazellen, Ausschnitt aus der Samenoberfläche.
a) *S. flavescens* (ca. 100×); b) *S. thessalonica* subsp. *thessalonica* (ca. 143×); c) *S. congesta* subsp. *congesta* (ca. 110×); d) *S. congesta* subsp. *moreana* (ca. 110×); e) *S. cephallenia* subsp. *cephallenia* (ca. 162×); f) *S. cephallenia* subsp. *epirotica* (ca. 169×).

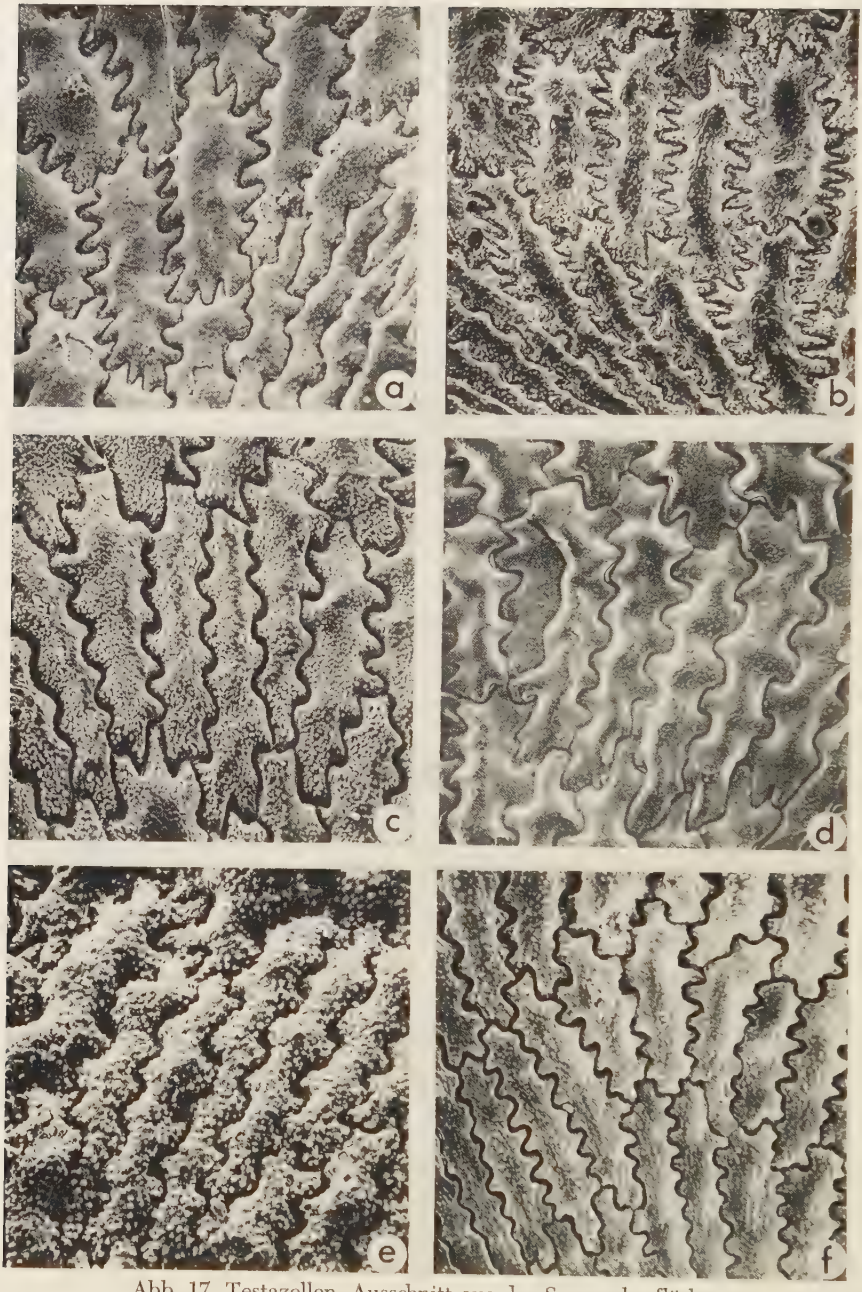


Abb. 17. Testazellen, Ausschnitt aus der Samenoberfläche.
a) *S. flavescens* (ca. 260×); b) *S. thessalonica* subsp. *thessalonica* (ca. 240×); c) *S. congesta* subsp. *congesta* (ca. 280×); d) *S. congesta* subsp. *moreana* (ca. 280×); e) *S. cephallenia* subsp. *cephallenia* (ca. 330×); f) *S. cephallenia* subsp. *epirotica* (ca. 280×).

Veles gefunden. *Silene paeoniensis* konnte deshalb weder am natürlichen Standort noch in der Kultur beobachtet werden. Aufgrund eingehender Beobachtungen an *Silene thessalonica* lassen sich jedoch die von Bornmüller als *Silene paeoniensis* var. *depauperata* bezeichneten Exemplare von Herzog der *Silene paeoniensis* zuordnen. Geringere Blütenzahl und Blattgröße dieser Belege sind m. E. nur als Variationen anzusehen.

Ebenfalls wird nach Berücksichtigung aller Blütenmerkmale und des Habitus *S. paeoniensis* der Sektion Brachypodae Boiss. zugeordnet.

4.3 Sektion Suffruticosae

S. multicaulis Gussone, Pl. Rar. 172 (1826)

S. multicaulis subsp. *multicaulis*

= *S. inaperta* sensu Smith in S. & Sm., Fl. Graec. Prodr. 1: 295 (1809) non L. (1753)

Icones: Guss. l. c., t. 35 (1826) (non vidi!), S. & Sm. l. c. Fl. Graeca 5 (1825) t. 420.

Typus: Italien, Mt. Abruzzen: Persco Constanzo, Morrone, Maiella, (non vidi). Authentische Belege aus dem Herbar Florenz (FI) konnten untersucht werden..

Beschreibung: Wuchs: allorhize Pleiokormstaude mit rübenartiger Hauptwurzel und mit nur wenig gestreckten, wintergrünen, wenig verholzten Innovationstrieben. Stengel: wenige bis zahlreiche Blütenstengel und wenige sterile, kurze Triebe; 22—42(—50) cm lang, bogig, selten gerade aufsteigend, kürzere und längere Internodien, oberer Stengelbereich klebrig, unterer Stengelbereich häufig rötlich überlaufen. Stengelblätter: unterste Stengelblätter (Winterblätter) spatelig mit ± kurzer Spitze, 8—12 mm lang und 2—3 mm breit, untere Stengelblätter ± lanzettlich, 14—24(—34) mm lang und 3—4(—5) mm breit (s. Abb. 4o, p, s), mittlere und obere Stengelblätter lanzettlich bis linealisch; oberste Stengelblätter und Tragblätter mit schmalem Hautrand. Infloreszenz: botroide Rispe, wenige bis zahlreiche Blüten, Blütenstiele kürzer, selten länger als der Kelch. Blüten: Kelch verwachsen, zylindrisch mit nabelförmigem Grund, dünnhäutig, mit 10 Nerven, „grüngestreift", sehr oft dunkelrot überlaufen; Nerven unterhalb der Kelchzipfel anastomosierend; Kelch während und nach der Fruchtreife zunehmend vergilbend; die rötlich überlaufenen Nerven bleiben nur schwach als solche während der Fruchtzeit markiert; Kelchzipfel spitz-dreieckig, hautrandig; Kelch während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel sich allmählich oder schnell erweiternd. Petalen: Nagel membranös, durchscheinend; Platte oberseits weiß, zuweilen schwach rosa, unterseits grünlich und ± rötlich überlaufen. Frucht: Kapsel mit 6 ± stark zurückgebogenen Zähnen. Behaarung: Stengel im unteren Teil sehr kurz und anliegend behaart, Behaarung im mittleren Teil auslaufend; untere Stengelblätter oberseits locker bis zerstreut, Rand und Mittelrippe ± dicht und kurz behaart; Behaarung der Hauträndер (sehr kurze und dünne Haare) bei den oberen locker, bei den obersten Stengel- und Tragblättern wieder dichter; Kelchzipfel kurz und locker, z. T. etwas dichter bewimpert (s. Abb. 12a, b, c). Anthophor (s. Abb. 12i, k, l) mit sehr kurzen und dünnen Haaren vereinzelt bis locker, z. T. auch dichter, Nagel der Petalen mit längeren und dünnen Haaren sehr locker behaart (s. Abb. 12e, f, g).

Samen: dreieckig-nierenförmig, zuweilen auch herzförmig, dunkelrostbraun; Testazellen vom Typ 3 oder 4 (s. Abb. 3b: 3 u. 4).

Verbreitung: Apennin- und Balkanhalbinsel; Süditalien, West- und Südjugoslawien, Albanien, Nord- und Zentralgriechenland, Peloponnes (s. Karte 3a).

Schlüssel der Unterarten

1 Kelch 13—16 mm lang
1′ Kelch mehr als 16 mm lang, Kapsel-Anthophorverhältnis ca. 1 : 1,4, Kapsel länglich-oval, 7—8,5 mm lang, Kelch zur Fruchtreife ohne „Ringfalte" unter dem Kapselansatz . . . . . subsp. *genistifolia*
2 Kapsel-Anthophorverhältnis ca. 1 : 1, Kapsel länglich-oval, 7—9,5 mm lang subsp. *multicaulis*
2′ Kapsel-Anthophorverhältnis ca. 1 : 1,4, Kapsel ± ellipsenförmig, 5,5—7 mm lang, Kelch zur Fruchtreife mit „Ringfalte" unter dem Kapselansatz . . subsp. *stenocalycina*

subsp. multicaulis

Beschreibung: Kelch: 13—14 mm lang. Anthophor: 6—8 mm lang und 1—2 mm breit. Petalen (s. Abb. 9: a3): Nagel 8 mm lang, länglich und kurz verbreitert; Platte 4—5 mm lang, etwa zur Hälfte gespalten, einzelne Lappen länglich und abgerundet; Nebenkrone: kurze Papillen. Kapsel: 7—9,5 mm lang, länglich-oval, Kapsel 1—2 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ca. 1 : 1 (s. Abb. 13: c12). Samen: 1,4—1,6 mm breit, Testazellen vom Typ 3 (s. Abb. 3b: 3, 18a, b, 19a, b), an den Polen unregelmäßig breit, mit kurz zugespitzten Zähnen, an den Seiten mit langen, nach außen schmaler werdenden, zugespitzten oder abgerundeten Zähnen, z. T. auch ± breite Doppelzähne mit kurzen Spitzen; Oberfläche wenig rauh, kaum aufgewölbt.

Verbreitung: Apennin- und Balkanhalbinsel; Abruzzen, Dalmatien, Serbien, Montenegro, Makedonien, Nordostalbanien, Epirus, Westmakedonien, Nordthessalien, Zentralgriechenland und Halbinsel Peloponnes (s. Karte 3a). Subsp. *multicaulis* gehört der illyrischen Unterregion und der marokanesisch-mediterranen Region an (s. Karte 3b).

Specimina visa: Italien: Reg. Abruzzo: mt. Maiella, 760—1220 m, Porta & Rigo 18 (M; FI; G). — Dto. 1200—2000 m, Rigo VII. / VIII. 1905 (G), dto. 1400—2000 m, Rigo 28 (W; FI). — Dto. Gussone a. 1821 / 1841 (G). — Dto. 1900 m, Guadagno VII. 1908 (FI; BM; K), dto. 1000 m, VII. 1909 (FI). — Dto. Groves VIII. 1874 (FI), dto. VIII. 1875 (FI; K), dto. VII. 1882 (FI), dto. VIII. 1885 (BM). — Dto. Vaccari a. 1906 (FI). — Dto. Huet du Pavillon 284 (K). —: mt. Maiella et Morrone, 9—2000 m, Huter, Porta, Rigo 500 (M; K). — Dto. 1220—1830 m, Leresche VIII. 1844 (W). — Dto. 1500—2000 m, Rigo 580 (W; B). —: mt. Morrone, Levier VII. 1873 (FI), dto. VII. 1874 (BM; FI). — Dto. 1000 bis 2000 m, Rigo VII. 1899 (FI). — Dto. Groves VIII. 1874 (FI). —: mt. Sirente, 1220 m, Profeti VII. 1871 (FI). — Dto. 1830 m, Groves VII. 1875 (FI). —: mt. Amaro, 1524 m, Groves VIII. 1882 (FI). —: mt. Velino Levier VIII. 1875 (FI). —:

Villavallelonga, Grande 103 (FI). —: Ovindoli, 1360—1380 m, Bavazzano & Ricceri VII. 1861 (FI). —: Napina, 1524 m, Groves VII. 1874 (FI). —: Parco Nazionale d'Abruzzo Val Camosciara, Corradi VIII. 1953 (FI). Abrutii, ex herb. Gussone 1824 (FI). Reg. Calabria: mt. Pollino, ca. 1600 m, Merxmüller & Grau 20569 (M). — Dto. Biondi VII. 1880 (FI). — Dto. 1800 m, Gavioli 22315 (FI). Reg. Lazio: mt. Terminillo, ca. 1600 m, Merxmüller & Grau 20695 (M). — Dto. 1700—1750 m, Montelucci X. 1859 (FI). —: mt. Terminelletto, Corradi, Contardo, Chiarugi VII. 1953 (FI). —: mt. Cantaric, Dorin VIII. 1893. Reg. Campania: mt. Meta, Levier VIII. 1872 (FI). — Dto. Renace IX. 1871 (FI).
Jugoslawien: Croatia: mt: Velebit, in jugo Aban, 1420 m, Podlech 6687 (M). — Dto. 1400 m, Merxmüller & Wiedmann 8148 (M). — Dto. 1200 m, Degen VII. 1908 (K; G), dto. supra Starigrad, 1500 m, VIII. 1909 (G). Serbia: Jablanica, Paesa Hütte, 1400 m, Fiedler 11539 (B). Makedonija: Sar Planina, 1850 m—2000 m, Roessler 6159 (M). Montenegro: mt. Lovćen, Rohlena VII. 1924 / VII. 1927 (K).
Albanien: NE-Albanien: mt. Pashtrick, ca. 1900 m, Zerny VIII. 1918 (W).
Griechenland: Sterea Ellas: mt. Parnassos, 1200—1300 m, Melzheimer VII. 1972 (Me.). — Dto. Spruner a. 1849 (G-Boiss.). —: mt. Giona, 1600 m, Melzheimer VIII. 1974 (Me.). — Dto. 1524 m, Atchley 2179 (K). — Dto, 1830 m, Halacsy VII. 1888 (W-Hal.). —: mt. Korax, 1680 m, de Heldreich VII. 1879 (W-Hal.; M; K; G-Boiss.). —: mt. Vardhousia, 1370 m, Atchley 2172 (K). —: mt. Pindhos, pr. Agrafa, 1524 m, Balls & Gourlay R 3833 (K). Ipiros: in jugo Katara, 1600—1730 m, Melzheimer VIII. 1972 (Me.). Thessalia: mt. Olimbos, 1900 m, Wagner VIII. 1934 (M). — Dto. Sintenis & Bornmüller 1171 (W-Hal.; M). — Dto. de Heldreich 2417 (K; G-Boiss.). — Dto. Orphanides VII. 1857 (G-Boiss.). Makedhonia: mt. Vernon, ca. 1220 m, Alston & Sandwith 882 (K). —: mt. Pieria, 1700—1950 m, Stamatiadou 13848 / 16318 (ATH). N-Peloponnisos: mt. Chelmos, 1350—1900 m, Melzheimer VIII. 1972 (Me.). — Dto. Goulimy a. 1946 (ATH). S-Peloponnisos: mt. Taiyetos, Orphanides 743 (W-Hal.). — Dto. Psarides a. 1888 (K). — Dto. Goulimy a. 1946 (ATH). —: mt. Parnon, 1400—1500 m, Stamatiadou 13262 (ATH).

S. multicaulis Guss. subsp. **genistifolia** (Halacsy) Melzheimer comb. et stat. nov.

Basionym: S. *genistifolia* Halacsy in Österr. Bot. Zeitschr. **42:** 369 (1892)
= S. *multicaulis* sensu Halacsy Consp. Fl. Graec. 1: 168 (1900) non Guss. (?)
= S. *linifolia* var. *sporadum* Hal. Consp. Fl. Graec. 1: 183 (1900)
= S. *linifolia* subsp. *sporadum* (Hal.) Phitos, Phyton (Austria) **12** (1—4), 114 (1967)

Typus: Griechenland, Ayion Oros, mt. Athos, Krio Nero et Stradichori (Sintenis & Bornmüller 943, W-Hal., vidi!).

Beschreibung: Kelch: 17—19 mm lang. Anthophor: 10—12 mm lang und 1—2 mm breit. Petalen (s. Abb. 9: b3): Nagel 9 mm lang, länglich-oval, Platte 7 mm lang, etwa 1/3 gespalten, einzelne Lappen lang und breit; Nebenkrone: kurze Papillen. Kapsel: 7—8,5 mm lang, länglich-oval, Kapsel 0,5—1,5 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ca. 1 : 1,4 (s. Abb. 13: c13). Samen: 1,3—1,5 mm breit, Testazellen vom Typ 4 (s. Abb. 3b: 4, 18d, 19d); an den Polen gabelförmig, unregelmäßig zugespitzt, an den Seiten mit ± eckigen Zähnen, die einzelnen Zähne können nach außen hin gleich breit, breiter, seltener auch schmaler sein; Oberfläche wenig rauh, vereinzelt mit niedrigen Warzen.

Verbreitung: Balkanhalbinsel; subsp. *genistifolia* ist in Südostmakedonien, Ostthessalien, Insel Yioura (Sporaden) und Insel Euböa verbreitet (s. Karte 3a). Sie ist damit der makedonisch-thrakischen Provinz und der ägäischen Provinz zuzurechnen (s. Karte 3b).

Specimina visa: Griechenland: Thessalia: mt. Pilion, supra Volos, Sintenis 1302 (B; W-Hal.; G; W; K), dto. IX. 1896 (G). — Dto. Leonis VII. 1893 (W-Hal.; G). — Dto. ca. 1400 m, de Heldreich 19 (W-Hal.; G). Dto. ca. 1300 m, Raus 2978 (ATH). — Dto. ca. 1200 m, Melzheimer VII. 1972 (Me.). —: mt. Ossa, ca. 1000 m, Grebenscicoff VII. 1936 (K). — Dto. ca. 1200 m, Raus 795 (ATH). Khalkidhiki: Ayion Oros, mt. Athos, 1400 m, Sintenis & Bornmüller 943 (W-Hal.; G; OXF; K), dto. in prat. alpinis, 948 (M; K). — Dto. 1680 m, Tedd 1489 (K). — Dto. 1100 m, Melzheimer VII. 1974 (Me.). — Dto. Dimonie V. 1908 (W-Hal.). —: Ayion Oros, pr. portum Dafni, Orphanides VII. 1862 (ATHU). Ins. Evvoia: mt. Dhirfis, 1220 m, de Heldreich VIII. 1858 (G-Boiss.), dto. 3492 (G-Boiss.; G), dto. 1220 m, 794 (M; K; G), dto. VII. 1886 (W-Hal.). — Dto. Phitos 3931 (M), dto. ca. 1500 m, 4006 (M). — Dto. Leonis VII. 1901 (W; W-Hal.). Ins. Yioura: Leonis V. / VI. 1896 (B; W-Hal.; W; WU; G). — Dto. Phitos VI. 1966 (M; W). — Dto. Damboldt 3/72 (Damb.).

S. multicaulis Guss. subsp. **stenocalycina** (Rech. fil.) Melzheimer comb. et stat. nov.

Basionym: S. *stenocalycina* Rech. fil. in Österr. Bot. Zeitschr. **104:** 175 (1957)

Typus: Griechenland, Evvia, Achmet Aga (Prokopion), ca. 300 m (Rech. fil. 18178, W, vidi!).

Beschreibung: Kelch: 13—16 mm lang, durch die Verkürzung des Anthophors während der Fruchtreife ist der Kelch unter der Kapsel faltig zusammengezogen („Ringfalte"). Anthophor: 8—9,5 mm lang und 1 mm breit. Petalen (s. Abb. 9: d3): Nagel 5 mm lang; Platte 6 mm lang, etwa 1/4 gespalten, einzelne Lappen kurz; Nebenkrone: sehr kleine Papillen. Kapsel: 5,5—7 mm lang, ellipsenförmig, Kapsel 1—1,5 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ca. 1 : 1,4 (s. Abb. 13: c14). Samen: 1,2—1,4 mm breit, Testazellen vom Typ 4 (s. Abb. 3b: 4, 18e, 19e), an den Polen gabelförmig, unregelmäßig zugespitzt, an den Seiten mit ± eckigen, z. T. auch unregelmäßig geformten Zähnen, die einzelnen Zähne können nach außen hin gleich breit sein, breiter oder auch schmaler werden; Oberfläche rauh, wenig aufgewölbt, vereinzelt mit sehr niedrigen Warzen.

Verbreitung: Die subsp. *stenocalycina* ist ein Lokalendemit der Insel Euböa (ägäische Provinz) (s. Karte 3a, 3b).

Specimina visa: Griechenland: Ins. Evvoia: mt. Dhirfis, ad pagum Steni, 450—650 m, Melzheimer VII. 1972 (Me.), dto. 600 m, VIII. 1974 (Me.) — Dto. ca. 400 m, Rechinger 2422 (Rech.), dto. 350—500 m, 19211 (Rech.). — Dto. ? 1077 (W-Hal.). — Dto. 450—500 m, Stamatiadou 6474 (ATH). — Dto. Phitos 3909 (UPA). —: mt. Kandhilion, ca. 300 m, Rechinger 18178 (Rech.; B; K). —: mt. Xerowuni, ca. 1000 m, Rechinger 2594 (Rech.). —: pr. Palaeochorion, Rechinger 19392 (Rech.). —: pr. Vryssi, Rechinger 18670 (Rech.). —: pr. Achmed Aga (Prokopion), ca. 300 m, Rechinger 16998 (Rech.).

Ökologie: Die klimatischen Bedingungen sind ± submediterran, d. h. der ± stark ausgeprägten Dürrezeit folgen Winterniederschläge (z. T. sehr hoch)

und Winterkälte. Nur ausnahmsweise sind die Bedingungen kontinental-submediterran (z. B. Thessalischer Olymp) oder mediterran mit subtropischen Elementen (z. B. Pilion) (s. Karte 3a).

Als Standorte konnten für die beiden Unterarten subsp. *multicaulis* und subsp. *genistifolia* im wesentlichen offene Kalkschotterhänge, Schotterflächen oder flachgründige Böden unter *Abies borisii-regis* oder *Fagus moesiaca* (SE-Thessalien, mt. Pilion) beobachtet werden.

Die subsp. *stenocalycina* war vorwiegend an ± baumfreien Standorten an Gesteins- oder Geröllhängen (Kalk, Serpentin) zu finden.

Variation: Die Variationsbreite bezüglich der Wuchshöhe, Blattgröße und Blütenanzahl ist relativ groß und natürlich weitgehend von den jeweiligen ökologischen Verhältnissen abhängig. Der Wasserfaktor hat dabei — verstärkt durch die mediterrane Sommertrockenheit — den größten Einfluß. Dementsprechend sind z. B. die Blätter der Population von *Silene multicaulis* subsp. *genistifolia* des Mt. Pilion (Griechenland, Nom. Larissa) im Durchschnitt länger und breiter (s. Abb. 4q, u). Entsprechend variiert auch die schwach ausgeprägte Behaarung der unteren Blätter und Stengel. So lassen sich auf der Blattfläche alle Übergänge von nur wenig aufgewölbten Haar-Initialzellen (Höckerchen) bis zu kurzen Haaren beobachten. Diese Höckerchen werden auch bei Gussone für *Silene multicaulis* als „folia ... minutissime tuberculato-scabra" erwähnt. Die Blatt-Höckerchen finden sich jedoch auch bei den Arten der *Silene saxifraga*-Gruppe und stellen daher kein brauchbares Merkmal dar. Bei der Überprüfung der Blütenmerkmale an zahlreichen Exsiccaten von Gussone aus den Herbarien Florenz und Genf hat sich ergeben, daß auch die Behaarung des Anthophors und der Petalen (Rand des Nagels) erheblich variiert (s. Abb. 12e bis g, i—l), und zwar von zerstreut bis ± dicht. Besonders interessant sind dabei die Abb. 11 i und 11 k, die die unterschiedliche Anthophorbehaarung veranschaulichen. Die Photographien wurden an zwei verschiedenen Belegen aus den Abruzzen, von Gussone gesammelt, aufgenommen. Aus diesem Grunde kann auch die ± konstante Anthophorbehaarung bei subsp. *genistifolia* nur als ein untergeordnetes Merkmal gewertet werden. Auch die Länge des Anthophors und der Kapsel variieren stärker als z. B. bei den Arten der Sektion Brachypodae. Aufgrund zahlreicher Messungen konnte jedoch ein relativ konstantes Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor für alle 3 Unterarten ermittelt werden, und zwar ca. 1 : 1 für subsp. *multicaulis* sowie ca. 1 : 1,4 für subsp. *genistifolia* und für subsp. *stenocalycina*. Neben der Kapselform und -größe sind die Querfaltung des trockenhäutigen Kelches unterhalb der Kapsel und der sehr dünne Anthophor z. Z. der Fruchtreife weitere konstante Merkmale für *Silene multicaulis* subsp. *stenocalycina*. Bei subsp. *genistifolia* dagegen ist eine Querfaltung des Kelches nur selten zu beobachten, eine Verwechslung ist dann aber wegen der unterschiedlichen Kapselform nicht möglich.

Die rötliche Färbung des unteren Stengelbereichs und der Kelchnerven — die ja auch an den vergilbenden Kelchen ± deutlich sichtbar bleiben — ist zwar sehr häufig, aber dennoch nur eine Standortsmodifikation (vgl. S. 27). Da jedoch der rötliche untere Stengelbereich — vielleicht aufgrund jahreszeitlicher Bedingungen — ± regelmäßig beobachtet werden kann, ist diese Anfärbung als ein gutes Hilfsmittel für alle Unterarten von *S. multicaulis* anzusprechen.

Systematische Stellung: Enge verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Sippen der *multicaulis*-Gruppe konnten durch eingehende morphologische Untersuchungen wahrscheinlich gemacht und durch Kreuzungsexperimente — zumindest schon für die Unterarten *multicaulis* und *stenocalycina* (s. S. 72 f.) — abgesichert werden. *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* konnte leider erst 1975 am Mt. Athos (Griechenland) lebend gesammelt und in Kultur genommen werden, so daß diese Unterart für die Kreuzungsexperimente noch nicht zur Verfügung stand. Aufgrund der morphologischen Unterschiede (Kapsel, Anthophor) und der für subsp. *stenocalycina* abweichenden ökologischen Bedingungen (trockene Standorte, z. T. Serpentin), aber auch wegen der morphologischen und ökologischen Gemeinsamkeiten zu *S. multicaulis*, ist der Artrang für beide Taxa nicht gerechtfertigt. Daher werden „*S. genistifolia*" und „*S. stenocalycina*" der *S. multicaulis* (Sektion Suffruticosae) als Unterarten zugeordnet.

Rohrbach (1868) stellte *Silene multicaulis* zur Serie Macranthae innerhalb der Sektion Dichasiosilene. Die Unterarten *genistofolia* und *stenocalycina* waren ihm noch nicht bekannt. Chowdhuri (1957) erhob die Serie von Rohrbach zur Sektion und schuf die Subsektion Saxifragae, der er *S. multicaulis* zuordnete. Die subsp. *genistifolia* gruppierte er (als Art) zusammen mit *S. reichenbachii* und *S. radicosa* u. a. zur Sektion Coronatae innerhalb der Sektion Chloranthae. *S. reichenbachii* und *S. radicosa* sind jedoch durch einen anderen Kelch, einen viel kürzeren Anthophor und durch einen von *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* deutlich verschiedenen Habitus ausgezeichnet. Chater & Walters (1964) haben vielleicht deshalb in ihrer Bearbeitung für die „Flora Europaea" von dieser Gruppierung abgesehen. Innerhalb der sehr uneinheitlichen Sektion Suffruticosae stellen sie beide Unterarten im Rang einer Art neben *S. multicaulis*. Halacsy (1901) führt dagegen subsp. *genistifolia*, obwohl er diese selbst als Art neu beschrieben hat, in seiner Florae Graecae als Synonym zu *S. multicaulis* auf. Da Boissier (1867) wie Rohrbach (1868) diese Unterarten unbekannt waren, findet sich bei ihnen kein Hinweis. Boissier unterscheidet lediglich die var. *megaspilea* von der Art *S. multicaulis*, doch diese Sippe muß m. E. der *Silene parnassica*-Gruppe zugeordnet werden. Aber diese Gruppe und der Komplex um *Silene saxifraga* ist hinsichtlich der verwandtschaftlichen Beziehungen noch völlig unklar.

Dagegen hat Vierhapper (1906) aufgrund seiner Kenntnisse über die *S. multicaulis*-Gruppe eine Abtrennung der *S. genistifolia* als Rasse von *S. multi-*

caulis vorgeschlagen. In seinen kritischen Anmerkungen findet sich ferner ein Hinweis, daß die Population vom Mt. Pilion und Mt. Olymp (Griechenland, Thessalien) als Intermediärform zwischen *S. multicaulis* und *genistifolia* aufzufassen sei. Die auch hier beobachtete abweichende Grund- und Stengelblattgröße (s. Abb. 4p, q, t, u) und die mehr abgerundeten Konturen der Testazellen des Samens (s. Abb. 18c, 19c) können die Auffassung von Vierhapper (1906) — zumindest für die Population vom Mt. Pilion — unterstützen. Da aber aufgrund fehlender lebender Pflanzen die genetischen Beziehungen sowohl zur subsp. *multicaulis* als auch zur subsp. *genistifolia* ungeklärt sind, wird diese Population, deren pflanzengeographische Beziehungen ebenfalls noch unklar sind, hier weiterhin zur subsp. *genistifolia* gerechnet.

S. linifolia Smith in S. & Sm., Fl. Graec. Prodr. 1: 301 (1809)
= *S. linoides* Otth in Dc. Prodr. 1: 384 (1824)
= *S. ceccariniana* Boiss. & Heldr., Boiss. Fl. Or. 1: 649 Mss.
Icones: S. & Sm. l. c. Fl. Graec. 5, t. 433 (1826).

Typus: Griechenland, Sterea Ellas, mt. Parnassos (Smith a. 1809, OXF-Sibth., vidi!).

Beschreibung: Wuchs: allorhize Pleiokormstaude mit rübenartiger Hauptwurzel und mit nur wenig gestreckten, wintergrünen, wenig verholzten Innovationstrieben. Stengel: wenige bis zahlreiche Blütenstengel und wenige sterile, kurze Triebe, 20—45 cm lang, gerade, selten bogig aufsteigend, kurze und längere Internodien, oberer Stengelbereich klebrig. Stengelblätter: unterste Stengelblätter (Winterblätter) spatelig mit ± kurzer Spitze 8—13 mm lang und 1,5—2,5 mm breit; untere Stengelblätter spatelig bis lanzettlich, 18—32 mm lang und 2—3,5 mm breit (s. Abb. 4r), mittlere und obere Stengelblätter lanzettlich bis linealisch; oberste Stengelblätter und Tragblätter mit schmalem Hautrand. Infloreszenz: botroide Rispe, wenige bis zahlreiche Blüten, Blütenstiele selten länger als der Kelch. Blüten: Kelch 12—14 mm lang, verwachsen, ± zylindrisch, mit nabelförmigem Grund, dünnhäutig, mit 10 Nerven, schwach „grüngestreift"; Nerven unter den Kelchzipfeln anastomosierend (s. Abb. 9: c1, c2); Kelch während und nach der Fruchtzeit zunehmend vergilbend; Kelchzipfel spitz-dreieckig, hautrandig; Kelch sich während der Fruchtreife am Übergang vom Anthophor zur Kapsel schnell erweiternd und durch die Verkürzung des Anthophors während der Fruchtreife unter der Kapsel faltig zusammengezogen (s. Abb. 13: c15); Kelch dem Anthophor nicht anliegend. Anthophor: 7,5—8,5 mm lang und 1,5—2 mm breit. Petalen (s. Abb. 9: c3): Nagel 7 mm lang, membranös, durchscheinend; Platte 4—5 mm lang, oberseits weiß, zuweilen rosa, unterseits grünlich und ± rötlich überlaufen, etwa 1/2 gespalten, einzelne Lappen breit abgerundet; Nebenkrone: kleine Papillen. Frucht: Kapsel 5,5—6,5 mm lang, mit 6 ± stark zurückgebogenen Zähnen, Kapsel 0,5—1 mm länger als der Kelch; Längenverhältnis von Kapsel zu Anthophor ca. 1 : 1,3 (s. Abb. 13: c15). Behaarung: Stengel und Stengelblätter locker bis dicht, kurz behaart; Haare im mittleren Stengelbereich etwas kürzer werdend; Stengel- und Tragblätter im obersten Stengelbereich sowie der Kelch sehr kurz, dicht behaart; Hautränder mit kurzen, sehr dünnen Haaren locker besetzt; Kelchzipfel ± dicht, kurz behaart (s. Abb. 12d); Nagel am Rand locker, Anthophor dichter mit längeren und kürzeren dünnen Haaren besetzt (s. Abb. 12h, m). Samen: 1,2—1,4 mm breit, dreieckig-nierenförmig,

zuweilen auch herzförmig, dunkelrostbraun, Testazellen vom Typ 4 (s. Abb. 3b: 4, 18f, 19f), an den Polen gabelförmig, unregelmäßig zugespitzt, an den Seiten mit ± eckigen Zähnen, die einzelnen Zähne können nach außen hin gleich breit sein oder breiter, seltener auch schmaler werden; Oberfläche rauh, am oberen Pol z. T. mit niedrigen Warzen.

Verbreitung: Balkanhalbinsel; Ost- und Zentralgriechenland (Thessalien und Sterea Ellas) (s. Karte 3a). Das Areal der *S. linifolia* ist der ionisch-ägäischen und ägäischen Provinz zuzurechnen (s. Karte 3b).

Specimina visa: Griechenland: Sterea Ellas: mt. Giona, ca. 500 m, Melzheimer VII. 1972 / VIII. 1974 (Me.). — : supra Levadhia, 610 m, Orphanides 458 (BM; K; W; W-Hal.; G; OXF). — Dto. Guicciardi 387 (W; G; OXF; K; W-Hal.), dto. VII. 1855 (G-Boiss.). — Dto. de Heldreich 2661 (K; G-Boiss.; Rech.), dto. VII. 1852 (Rech.). — Dto. Bretzel VIII. 1905 (BM). —: pr. Copais, Guiol VII. 1930 (BM). Thessalia: pr. Farsala, de Heldreich VI. 1885 (W; W-Hal.; K; G). —: mt. Pilion, Leonis VII. 1893 (W-Hal.; K; G). —: Mon. Meteora supra Kalabaka, Haussknecht VII. 1885 (K; W). —: pr. Stefanavikion, 50 m, Raus X. 1974 (Ra.). —: supra Lakonia, ca. 400 m, Beauvard VI. 1935 (G).

Ökologie: Die klimatischen Bedingungen sind mediterran, z. T. mit subtropischen Einflüssen, jedoch mit weniger ausgeprägter Dürrezeit. Nur ausnahmsweise sind auch kontinental-submediterrane Bedingungen anzutreffen (s. Karte 3a). Als Standort wurden nur vertikale Kalkfelsspalten beobachtet.

Variation: Die Variationsbreite ist bei *S. linifolia* gering und beschränkt sich im wesentlichen auf die Stengel- und Blütenzahl. Form und Größe der Blätter variieren nur geringfügig im oben angegebenen Größenbereich. Der charakteristische, dem Anthophor sehr locker anliegende und unter der Kapsel faltig zusammengezogene Kelch variiert nur hinsichtlich der ± deutlichen „Falten". So ist z. B. der Kelch bei der Population der Lokalität supra Levadhia (Griechenland, Nom. Boeotien) nicht so stark ausgeprägt wie bei der der Lokalität Mt. Giona (Griechenland, Sterea Ellas).

Systematische Stellung: Aufgrund der Kreuzungsexperimente ist eine recht enge Verwandtschaft zu *Silene multicaulis* subsp. *multicaulis* erwiesen. Leider konnten die Folgegenerationen aus Platz- und Zeitgründen noch nicht herangezogen werden, so daß über die Fertilität oder Sterilität dieser Kreuzungen und damit über den Grad der Isolierung keine Aussagen gemacht werden können. Wegen der deutlich verschiedenen Blütenmerkmale und des einheitlich abweichenden Standortes (Felsspaltenpflanze) ist *S. linifolia* als eine gute Art aus dem Verwandtschaftskreis von *Silene multicaulis* anzusehen. *Silene linifolia* ist deshalb zur Sektion Suffruticosae (Rohrb.) Shishkin zu stellen. Bei Chater & Walters (1964) wird *S. linifolia* ebenfalls in dieser Sektion, jedoch an entfernter Stelle von *S. multicaulis* aufgeführt. Chowdhuri (1957) hat *S. linifolia* der Subsektion Stenophyllae und der Sektion Caespitosae untergeordnet. Diese Subsektion entspricht der gleichnamigen „Sektion" von

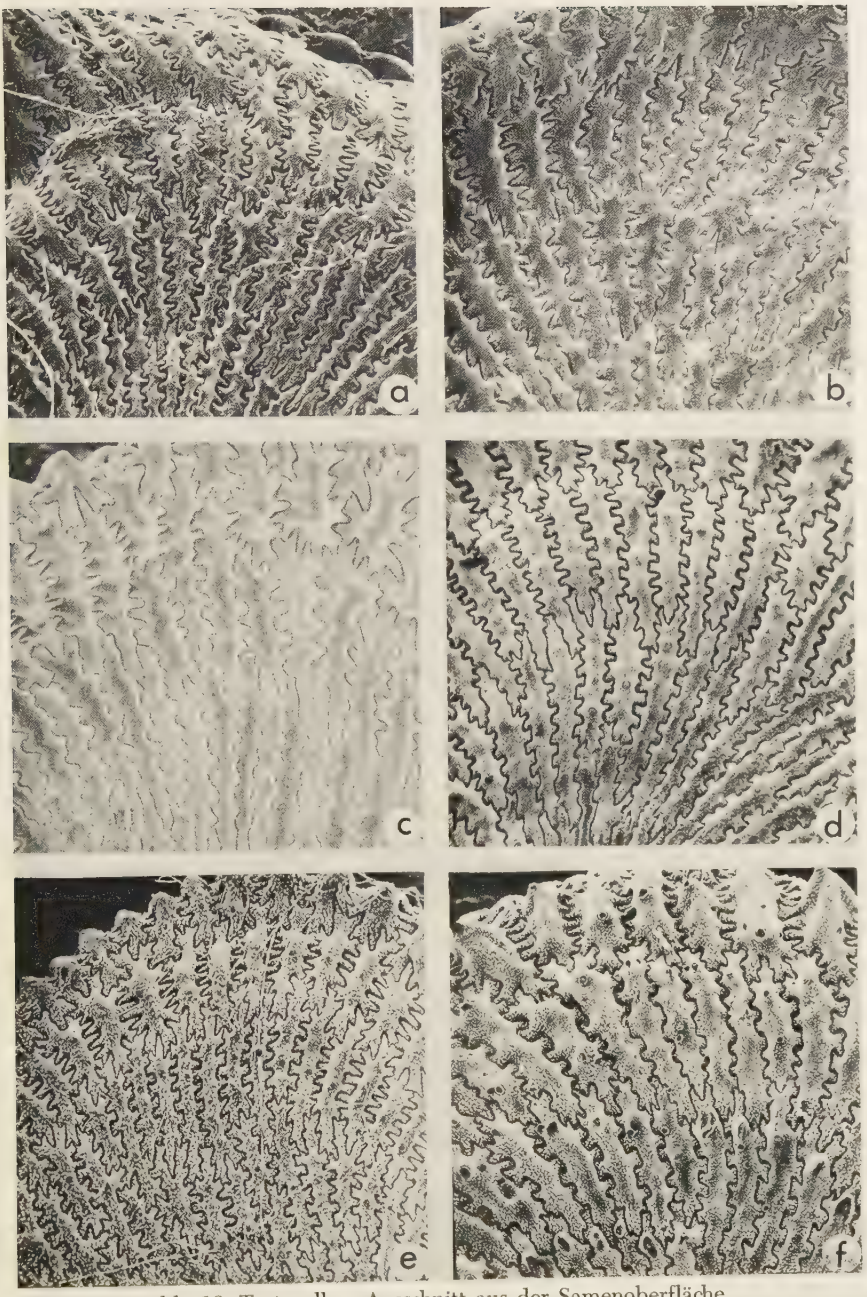


Abb. 18. Testazellen, Ausschnitt aus der Samenoberfläche.
a) *S. multicaulis* subsp. *multicaulis* — Italien (ca. 110×); b) *S. multicaulis* subsp. *multicaulis* — Griechenland (ca. 137×); c) *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* — Mt. Pilion (ca. 143×); d) *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* — Mt. Athos (ca. 110×); e) *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina* (ca. 110×); f) *S. linifolia* (ca. 110×).

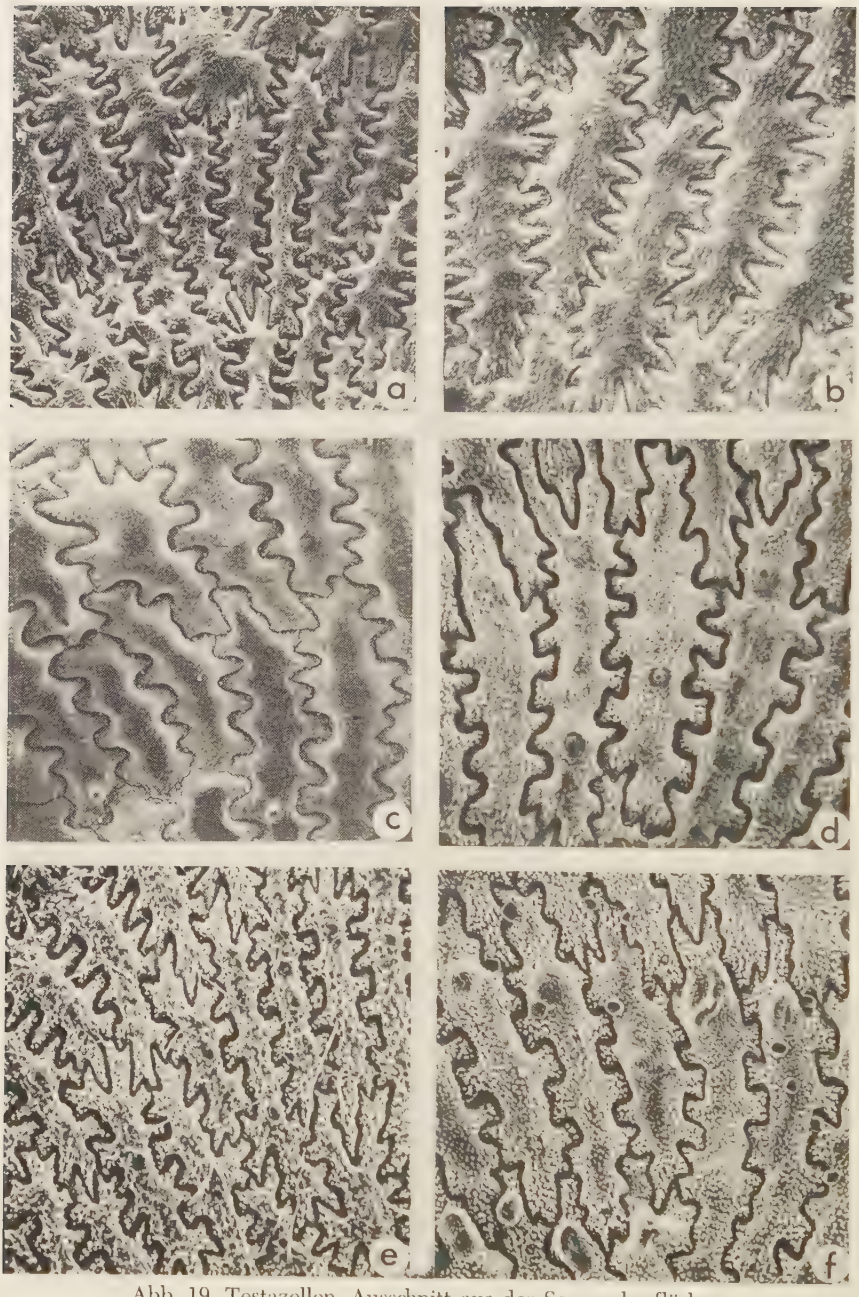


Abb. 19. Testazellen, Ausschnitt aus der Samenoberfläche.
a) *S. multicaulis* subsp. *multicaulis* — Italien (ca. 240×); b) *S. multicaulis* subsp. *multicaulis* — Griechenland (ca. 300×); c) *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* — Mt. Pilion (ca. 290×); d) *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* — Mt. Athos (ca. 290×); e) *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina* (ca. 240×); f) *S. linifolia* (ca. 240×).

Boissier (1867), nur mit dem Unterschied, daß Boissier neben anderen Arten — wie *S. saxifraga, S. smithii, S. fruticulosa* — auch *S. linifolia* und *S. multicaulis* in dieser Sektion aufführt. Chowdhuri faßt dagegen in der Subsektion 5 Arten aus der Türkei und dem Kaukasus und *S. linifolia* aus Griechenland zusammen. Der Wert einer solchen Subsektion mit 6 Arten aus so heterogenen pflanzengeographischen Arealen ist m. E. bei der derzeitigen Unkenntnis der Florenbeziehungen innerhalb der Gattung *Silene* zweifelhaft. *S. linifolia* ist darüber hinaus z. T. auch von anderen Autoren fehlgedeutet worden. So haben z. B. Halácsy (1896) und Phitos (1967) unter *S. linifolia* eine Varietät *sporadum* beschrieben, die jedoch einwandfrei der *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* entspricht.

5. Kreuzungsexperimente

5.1 Allgemeine Darstellung

Mit fortschreitender Entwicklung der Vererbungsforschung (Genbegriff, Chromosomentheorie, Mutationsrate usw.) ist der evolutionäre Aspekt auch in der systematischen Botanik immer stärker mit in die Untersuchungen einbezogen worden. Demzufolge bedient sich die „Neue Systematik" u. a. auch zunehmend genetischer Arbeitsmethoden (cytologische Methoden, Kreuzungsanalysen). Es war daher u. a. ein Hauptziel dieser Untersuchung, durch Kreuzungsexperimente verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den hier untersuchten Arten zu bestätigen oder neu aufzuzeigen. Schon Gärtner hat 1849 mit zwittrigen, ein- und zweihäusigen Pflanzen von *Melandrium* bzw. *Silene* und *Lychnis* Versuche über Bastarderzeugung durchgeführt. Speziell *Silene alba, S. rubra, S. viscosa, S. otites* und *Lychnis flos-cuculi* waren in der Folgezeit genetische Kreuzungsobjekte zur Klärung der Entstehung und Evolution der Geschlechtschromosomen (Correns 1904 u. f., Beguinot 1917, Baker 1950, Nygren 1957, Newton 1931 u. a.). Die Ergebnisse dieser Versuche hatten jedoch — wenn auch erst viel später nur indirekt — botanisch-systematische Konsequenzen, trugen sie doch schließlich mit dazu bei, daß Arten der Gattung *Melandrium* zur Gattung *Silene* gestellt wurden.

Kreuzungsversuche mit *Silene*-Arten, allein unter systematisch-taxonomischer Fragestellung, wurden dagegen erstmals von Kruckeberg (1955 bis 1964) in größerem Umfang an nordwest- und nordostamerikanischen Arten durchgeführt. Nach Kruckeberg (1961, 1964) arbeiteten Mitchell & Uttal (1969) sowie Crang & Dean (1971), wenn auch nur in geringem Umfang, an Kreuzungsversuchen mit *Silene*-Arten. Während Kruckeberg (1961, 1964) auch die erste Filialgeneration cytologisch und morphologisch untersuchte, wird hier aus den schon zitierten Gründen nur das Kreuzungsverhalten der Parentalgeneration dargestellt. Bei dieser Untersuchung wurden vorwiegend süd- bis südosteuropäische *Silene*-Arten miteinander in beiden Richtungen gekreuzt, und zwar zunächst ohne jede Auswahl (Me-

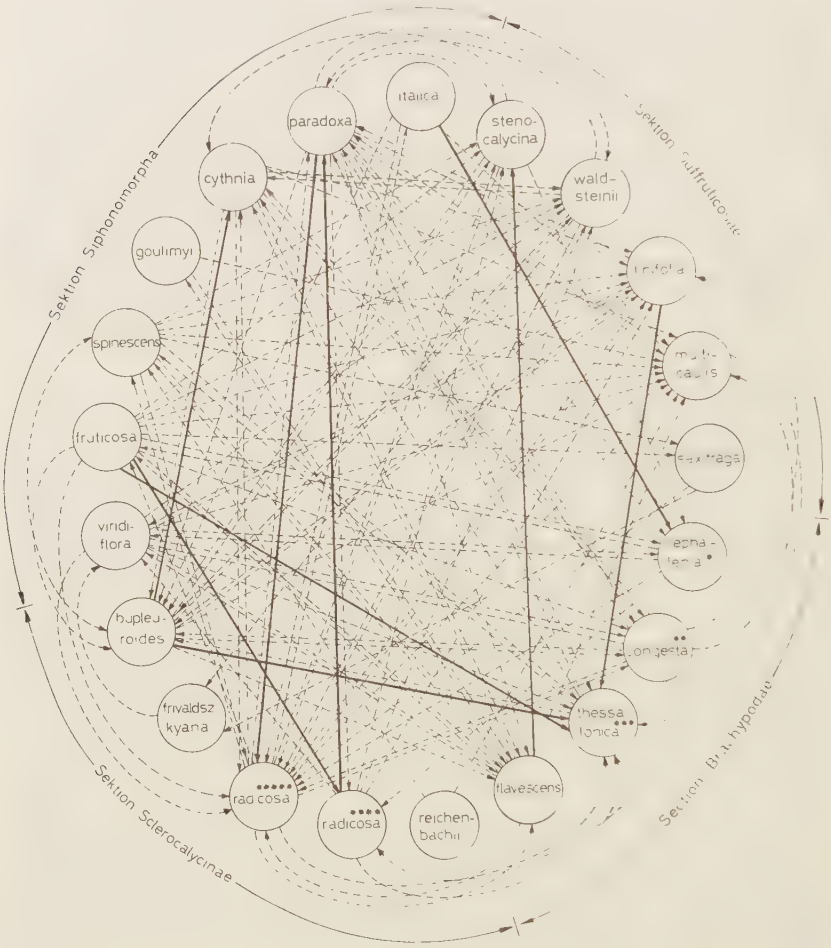


Abb. 20. Kreuzungspolygon. - - - - - sterile Kreuzungen, ——— fertile Kreuzungen.

thode s. S. 4). Im 3. Kreuzungsjahr wurden dann bevorzugt Kreuzungen der hier behandelten 3 Sektionen vorgenommen. Die insgesamt verwendeten Arten gehören den Sektionen *Siphonomorpha, Sclerocalycinae, Brachypodae* und *Suffruticosae* an. In den Abb. 20—22 sind die durchgeführten Kreuzungen durch Verbindungslinien kenntlich gemacht, wobei durchgezogene Linien fertilen und unterbrochene sterilen Kreuzungen entsprechen. Der Pollenempfänger ist jeweils durch die Pfeilrichtung kenntlich gemacht. Durch das schwarze bzw. weiße Kreissegment wird die Selbstfertilität oder Selbststerilität dargestellt. Ein Fragezeichen bedeutet, daß z. Z. noch keine Angabe möglich ist. Als fertil wurde eine Kreuzung nur dann angesehen, wenn die Samen

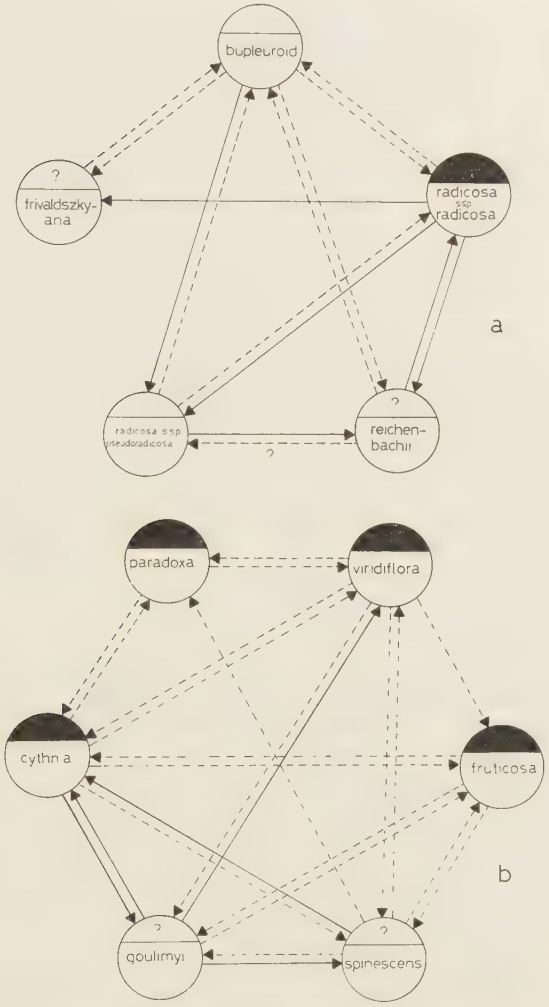


Abb. 21. Kreuzungspolygon. a) Arten der Sektion Sclerocalycinae, b) Arten der Sektion Siphonomorpha. - - - - - sterile Kreuzungen, ——— fertile Kreuzungen, ⊖ selbststeril, ◓ selbstfertil.

in Form und Gestalt gut ausgebildet und dem entsprechenden Samen von Wildmaterial gleich waren. Alle übrigen Kreuzungen wurden als steril beurteilt. Auf eine Unterscheidung hinsichtlich der Kapselausbildung (unvollkommen bis vollkommen) mit sehr wenigen oder zahlreichen verkümmerten (unvollständig ausgebildeten) Samen wurde verzichtet, da 1. die genetisch-physiologischen Vorgänge der Bestäubung und Befruchtung zu wenig erforscht

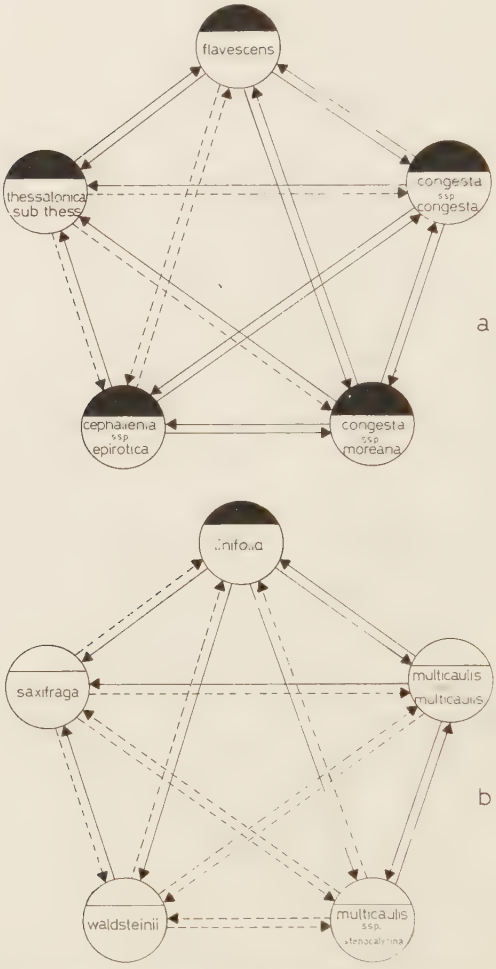


Abb. 22. Kreuzungspolygon. a) Arten der Sektion Brachypodae, b) Arten der Sektion Suffruticosae. - - - - - sterile Kreuzungen, ——— fertile Kreuzungen, ⊖ selbststeril, ◓ selbstfertil.

sind, als daß sie hier beurteilt werden könnten und 2. die Ergebnisse nur an Übersichtlichkeit verlieren würden.

Die in Abb 21—22 dargestellten Kreuzungspolygone geben jeweils nur die Kreuzungsergebnisse innerhalb einer Sektion wieder, während Abb. 20 die Kreuzungsergebnisse zwischen den Arten der verschiedenen Sektionen veranschaulicht.

Über die Selbstfertilität und Selbststerilität wurden nur qualitative Untersuchungen angestellt, und zwar lassen sich nach ihrem Verhalten hinsicht-

lich der Selbstbestäubung im wesentlichen 5 Gruppen unterscheiden:

1. Tendenz zur Zweihäusigkeit bei *Silene multicaulis*. In den ursprünglich zwittrigen Blüten wird die Staminaentwicklung vor der Anthese abgebrochen, so daß nur die Griffel mit den Narben ausgebildet werden.

2. Selbst fertile Arten, bei denen jedoch Selbstbestäubung zu geringerem Samenansatz führt als Fremdbestäubung, z. B. *S. cephallenia, S. linifolia, S. paradoxa, S. fruticosa.*

3. Selbstfertile Arten, bei denen der Samenansatz unabhängig von Selbst- oder Fremdbestäubung gleich hoch ist, z. B. *S. congesta, S. flavescens, S. radicosa* subsp. *radicosa, S. viridiflora.*

4. Selbstfertile Arten mit ± autogamer Fortpflanzungsweise, z. B. *S. thessalonica*, seltener auch *S. flavescens.*

Die Stamina wachsen nur bis zur Höhe der Narben — Griffel und Narben sind sehr kurz ausgebildet — heran, wo sich dann die Theken öffnen. Nach dem vorliegenden Herbarmaterial verhält sich *S. thessalonica* subsp. *dictaea* ebenso. Bei *S. flavescens* ragen Narben und Stamina im Gegensatz zu *S. thessalonica* gerade noch aus der Kelch-Kronenröhre heraus, so daß Fremdbestäubung noch möglich ist.

5. Selbststerile Arten wie z. B. *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa.*

5.2 Ergebnisse

Wie aus der Darstellung der Kreuzungsschemata (Abb. 20—22) hervorgeht, überwiegen die sterilen Kreuzungen. Von den in Abb. 20 aufgeführten Kreuzungen zwischen 21 Arten verschiedener Sektionen sind 112 steril, z. T. auch reziprok steril und nur 12 in einer Richtung, keine dagegen reziprok fertil. Auf eine fertile Kreuzung kommen so ca. 10 sterile. Ein besseres Zahlenverhältnis ergab sich bei den Kreuzungen, bei denen nur die Arten einer Sektion unter sich gekreuzt wurden, und zwar für die

Sektion *Siphonomorpha* (6 Arten): 1 : 4 (5 fertile und 19 sterile Kreuzungen)
Sektion *Sclerocalycinae* (4 Arten, 1 Unterart): 2 : 3 (6 fertile und 9 sterile Kreuzungen)
Sektion *Suffruticosae* (4 Arten, 1 Unterart): knapp 1 : 1 (9 fertile und 11 sterile Kreuzungen)
Sektion *Brachypodae* (2 Arten, 3 Unterarten): 3 : 1 (15 fertile und 5 sterile Kreuzungen)

Da hier jedoch die Ergebnisse der ersten Filialgeneration nicht zur Verfügung stehen, können von den fertilen Kreuzungen auch nur die reziprokfertilen berücksichtigt werden. Danach ergibt sich für die Sektionen folgende Übersicht:

reziprokfertile
— Kreuzungen zwischen den Arten aus verschiedenen Sektionen: keine

— Kreuzungen zwischen den Arten der Sektion *Siphonomorpha:* eine, und zwar: *S. cythnia* × *S. goulimyi.*
— Krezungen zwischen den Arten der Sektion *Sclerocalycinae:* eine, und zwar: *S. radicosa* subsp. *radicosa* × *S. reichenbachii.*
— Kreuzungen zwischen den Arten der Sektion *Suffructicosae:* zwei, und zwar: *S. multicaulis* × *S. linifolia, S. multicaulis* × *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina.*
— Kreuzungen zwischen den Arten der Sektion *Brachypodae:* sechs, und zwar:
S. flavescens × *S. thessalonica*
S. flavescens × *S. congesta* subsp. *congesta*
S. flavescens × *S. congesta* subsp. *moreana*
S. congesta subsp. *congesta* × *S. congesta* subsp. *moreana*
S. cephallenia × *S. congesta* subsp. *congesta*
S. cephallenia × *S. congesta* subsp. *moreana*

Werden die Ergebnisse von Kruckeberg (1961) aus Kreuzungen von nordwestamerikanischen *Silene*-Arten für die Auswertung dieser Kreuzungsexperimente mit herangezogen, so ergeben sich folgende Übereinstimmungen bzw. Abweichungen. Kruckeberg kreuzte die Arten getrennt in 3 Gruppen, und zwar:

1. „morphologically distinct species" (28 Arten)
2. „similar species" (21 Arten)
3. „Intraspecific hybrids"

Diesen Gruppen können nun — wenn auch mit gewissen Vorbehalten — die sektionsübergreifenden Kreuzungen der Gruppe 1 und die Sektionskreuzungen der Gruppe 2 gleichgesetzt werden. Danach erzielte Kruckeberg für die Kreuzungen der Parentalgeneration in der Gruppe 1 im Verhältnis zu meinen Ergebnissen eine 10mal so hohe Fertilität und in der Gruppe 2 für die reziproken Kreuzungen dagegen eine etwa gleich hohe Fertilitätsrate. Dieses ungleiche Ergebnis für die 1. Gruppe ist wohl auf die generell höhere Kreuzungsfertilität polyploider Pflanzen zurückzuführen; denn im Gegensatz zu den hier untersuchten einheitlich diploiden Arten hatte Kruckeberg unter 33 Arten 27 tetraploide, 1 hexaploide, 3 oktoploide und nur 2 diploide. In der ersten Hybridgeneration — die hier nicht untersucht werden konnte — erzielte Kruckeberg für die 1. Gruppe nur sterile Pflanzen (100 %), während in der 2. Gruppe immerhin 25 % fertil (mit einer Pollenfertilität von 20—95 %) waren. Aber selbst in der 3. Gruppe waren die Kreuzungsergebnisse zwischen homoploiden Arten nur denen der 2. Gruppe ähnlich.

Diese Ergebnisse interpretiert Kruckeberg (1961) selbst wie folgt:

1. Die meisten der nordwestamerikanischen *Silene*-Arten sind bereits soweit differenziert, daß sich eine genetische Isolation ausgebildet hat.

2. Die genetische Isolation ist nicht notwendigerweise mit morphologischer Merkmalsausprägung gekoppelt.

3. Zwischen einigen Arten lassen sich verwandtschaftliche Beziehungen aufzeigen bzw. wahrscheinlich machen.

4. Ein Beziehungsgefüge für alle untersuchten Arten kann z. Z. noch nicht aufgestellt werden.

Da die hier untersuchten *Silene*-Arten, im Gegensatz zu den polyploiden von Kruckeberg (1954, 1960), diploid sind und diesen Arten daher wohl doch ein anderes Kreuzungsverhalten als den polyploiden unterstellt werden kann, sollen im folgenden weitere Ergebnisse anderer Autoren zur Beurteilung herangezogen werden.

Bei den Kreuzungsversuchen mit dem *Nigella arvensis*-Komplex hat Strid (1970) folgende Ergebnisse erzielt:

Reziproke Kreuzungen zwischen 12 Taxa (6 Arten und 6 Unterarten) waren nur für 2 Arten steril. Die übrigen waren in der überwiegenden Mehrzahl fertil, und zwar mit einer Pollenfertilität von (30—)45—89 %. Die Pollenfertilität stieg sogar noch bei Selbstung der F_1-Hybriden leicht an. Auch bei den Populationskreuzungen innerhalb eines Taxons lag die Pollenfertilität z. B. für *Nigella doerfleri* meistens über 90 %. Zusammenfassend deutet Strid seine Ergebnisse u. a. wie folgt:

1. Innerhalb der *N. arvensis coenospecies* ist wohl noch ein geringer Genaustausch möglich. Die Fertilität der Kreuzungen ist nur wenig reduziert.

2. Von geringen Ausnahmen abgesehen, besteht eine gute Übereinstimmung zwischen morphologischer Differenzierung und Sterilitätsbarrieren.

3. Wahrscheinliche phylogenetische Beziehungen lassen sich aufgrund der morphologischen, genetischen und pflanzengeographischen Untersuchungsergebnisse in Form eines „Baumes" darstellen.

Bemerkenswert an diesen Ergebnissen ist die hohe Fertilität aller durchgeführten Kreuzungen, die m. E. darauf zurückzuführen ist, daß die genetische Plastizität einjähriger Kräuter der mediterranen Trockenrasengesellschaften größer ist als die der ausdauernden Stauden und Halbsträucher.

Auch die zweite Aussage über die Korrelation von morphologischer Merkmalsausprägung mit Sterilitätsbarrieren ist von der Kruckeberg's (1961) abweichend, der eine Korrelation zwar auch beobachtet hat, aber nicht ausdrücklich postulierte.

Auch Baur (1932, zitiert nach Stubbe 1966) und Stubbe (1966) konnten aufgrund ihrer jahrzehntelangen genetischen Untersuchungen an *Antirrhinum* L. sect. *Antirrhinum* feststellen, daß diese Korrelation nicht allgemein, sondern nur bei einigen Arten ausgebildet war. Hinsichtlich der Kreuzungsfertilität hatten sie ähnliche Ergebnisse wie Strid, denn nahezu alle Arten und auch Populationen ließen sich leicht und fertil kreuzen, jedoch waren die Populationen auch schon als genetisch konstant anzusehen. Zuweilen konnte Baur (a. a. O.) an Arealgrenzen zweier morphologisch getrennter Taxa wenig ausgeglichene Populationen erkennen, die sich im Kreuzungsversuch als stark heterozygot erwiesen. Dieses Auftreten von natürlichen Bastarden wurde aber von Krucke-

BERG (1971) und STRID (1970) nicht beobachtet, während ich selbst nur aufgrund von einigen Herbarbelegen eine Bastardierung zwischen *Silene radicosa* subsp. *radicosa* und *Silene reichenbachii* vermuten kann. In taxonomisch-systematischer Hinsicht kamen BAUR und STUBBE (beide a. a. O.) zu folgendem Ergebnis:

Neben scharf isolierten Kolonien, die als Arten gut unterschieden werden können, gibt es eine Reihe von größeren Formenkreisen, deren jeder aus zahlreichen, kleinen, lokalen Sippen zusammengesetzt ist, die — in sich meist einheitlich — untereinander durch Zwischenformen verbunden sind.

Wie aus den zitierten Beispielen deutlich zu ersehen ist, sind die jeweiligen Ergebnisse nicht ohne weiteres übertragbar. Es ergibt sich daher die berechtigte Frage nach objektiven Kriterien, mit deren Hilfe die Kreuzungsexperimente — wenn überhaupt möglich — eindeutig interpretiert werden können. Solche objektiven Kriterien hat man jedoch bis heute nicht gefunden. Hinsichtlich des allgemeinen Problems der Artentstehung konnten z. B. selbst nach siebzigjähriger genetischer Forschung an *Antirrhinum* nur relativ wenig faßbare Ergebnisse (z. B. Beweise für Kleinmutationen)[4] gewonnen werden (STUBBE 1966). Bezüglich der konkreten Frage nach verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb eines rein diploiden Artkomplexes lassen sich aufgrund der gewonnenen Erkenntnis über Genmutationen, unterstützt durch experimentelle genetische Erfahrung und morphologische, pflanzengeographische sowie ökologische Ergebnisse gewisse Aussagen machen[5].

Die überwiegende Samensterilität der Kreuzungen zwischen den Arten verschiedener Sektionen ist demnach wahrscheinlich aufgrund erfolgter Isolation (Sterilitätsbarrieren) normal und auch nicht anders zu erwarten. Das Kreuzungsverhalten der Arten innerhalb der einzelnen Sektionen ist dagegen anders zu werten, da

1. die Zuordnung der einzelnen Arten bisher vorwiegend nach bestehenden Ähnlichkeiten und nicht aufgrund verwandtschaftlicher Beziehungen vorgenommen wurde, z. B. *S. paeoniensis* und *S. cephallenia* gehören — zumindest nach den Ergebnissen für *S. cephallenia* — zur Sektion Brachypodae und nicht zur Sektion Suffruticosae,

---

[4] Der Begriff Kleinmutation kann nicht genau definiert werden, da sich die Wirkung der Mutationen und der daran beteiligten Gene nicht in ein Schema einordnen lassen.

[5] Innerhalb der Genmutationen konnten BAUR u. STUBBE (a. a. O.) zahlreiche Kleinmutationen (z. B. für Blütenform und -farbe, Blattfarbnuancen, Änderung der Behaarungsdichte), aber auch einige größere Mutationsschritte analysieren, bei denen typische Organisationsmerkmale benachbarter Gattungen (z. B. Reduktion der Antherenanzahl, radiäre Blüten, Blütensporn u. a.) auftraten. Da die größeren Mutationsschritte sehr instabil sind, kann angenommen werden, daß sich unter entsprechenden Umständen durch die Folge von Kleinstmutationen diese veränderten Merkmale stabilisieren. Als Beweis dafür wird das häufig bei Wildformen festgestellte Phänomen der Polygenie angesehen (STUBBE 1966).

2. die Verwandtschaft der Arten untereinander nicht nach Fertilität und Sterilität von Kreuzungen zu messen ist, da oftmals auch Kleinmutationen die fertile Kreuzbarkeit einschränken können,

3. die Kreuzungsergebnisse, und hier speziell die der Populationskreuzungen innerhalb eines Taxons, auch nur darüber Auskunft geben können, inwieweit die einzelnen Populationen bzw. Arten bereits genetisch isoliert sind.

Daraus können unter Berücksichtigung aller Faktoren und der genannten Beispiele für die Auswertung dieser Kreuzungsergebnisse der Parentalgeneration die nachstehenden Ergebnisse gefolgert werden:

1. Sektion Siphonomorpha

Für *Silene cythnia* und *Silene goulimyi* können die schon vermuteten Verwandtschaftsbeziehungen bestätigt werden, jedoch bedarf es weiterer übergreifender Kreuzungsversuche, um für beide Arten die Beziehungen u. a. zu den Arten des *Silene italica*-Komplexes aufzuklären. Außerdem ist die Stellung z. B. von *S. paradoxa, S. fruticosa, S. gigantea, S. viridiflora* innerhalb der Sektion Siphonomorpha noch völlig unbekannt.

Weiterhin ist auch die Zuordnung einiger Arten zu dieser Sektion nicht endgültig geklärt. Für *Silene dictaea* und *Silene thessalonica* konnte z. B. allein durch vergleichende morphologische Untersuchungen die Verwandtschaft zwischen beiden Taxa wahrscheinlich gemacht und *S. dictaea* deshalb auch der *S. thessalonica* als Unterart zugeordnet werden (siehe 4.2). Aufgrund der geringen Gewächshausfläche und des nur in geringem Umfang zur Verfügung stehenden Materials konnten diese Probleme hier nicht weiter untersucht werden. *S. cythnia* und *S. goulimyi* wurden deshalb auch in der weiteren Bearbeitung nicht berücksichtigt.

2. Sektion Sclerocalycinae

Die Arten *Silene radicosa, S. oligantha* und *S. reichenbachii* stellen zweifelsfrei eine eigene Verwandtschaftsgruppe dar, wobei jedoch *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa* schon deutlich genetisch isoliert ist. Inwieweit auch schon *S. oligantha* genetisch isoliert ist, muß abgewartet werden. Desgleichen sind weitere Kreuzungsversuche für *S. radicosa* subsp. *radicosa* und *S. reichenbachii* sowie Populationskreuzungen für *S. radicosa* erforderlich. Aufgrund der Gelände- und Kulturbeobachtungen sowie der Herbarstudien hat sich gezeigt, daß einige Populationen von *S. radicosa* in Griechenland und Albanien gewisse Tendenzen einer abweichenden Merkmalsprägung erkennen lassen. Diese geringen, systematisch schwer faßbaren Merkmalsabweichungen rechtfertigen deshalb zunächst nur für die subsp. *rechingeri* eine systematisch-taxonomische Abtrennung. Auch zur Klärung der Stellung u. a. von *S. frivaldszkyana, S. bupleuroides* und *S. viscosa* innerhalb der Sektion Sclerocalycinae sind weitere Untersuchungen erforderlich.

3. Sektion Brachypodae

Nach den Kreuzungsergebnissen kann von verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Arten *S. flavescens, S. thessalonica* subsp. *thessalonica, S. congesta* subsp. *congesta* und subsp. *moreana* und *S. cephallenia* subsp. *epirotica* ausgegangen werden. Für *S. thessalonica* subsp. *dictaea* und *S. cephallenia* subsp. *cephallenia* sind sie z. Z. nur aufgrund morphologischer Merkmale gegeben. Wie aus den Kreuzungspolygonen ersichtlich, sind allein die Kreuzungen zwischen *S. flavescens* und *S. cephallenia* subsp. *epirotica* für beide Arten steril. *S. thessalonica* war mit Pollen jeder Art bzw. Unterart dieser Sektion und sogar auch mit solchem von *S. bupleuroides* (Sekt. Sclerocalycinae), *S. fruticosa* (Sekt. Siphonomorpha) und *S. linifolia* (Sekt. Suffruticosae) fertil kreuzbar. Dieses allein bei *S. thessalonica* zu beobachtende Kreuzungsverhalten kann vielleicht mit der ± ausgeprägten Autogamie zusammenhängen. Wegen dieses und des allgemeinen Kreuzungsverhaltens aller Taxa dieser Sektion sind die Ergebnisse der ersten Filialgeneration aus zweierlei Gründen von größtem Interesse:

1. Ist eventuell die eine oder andere Art bzw. Unterart genetisch noch nicht isoliert?

2. Kann die Korrelation von Merkmalsausprägung und genetischer Isolation (Strid 1970) auch für *Silene*-Arten aufgezeigt werden?

Aufgrund der sich hier darstellenden Probleme und der im Gelände beobachteten großen Variationsbreite innerhalb einer Population, z. B. bei *S. flavescens* und *S. thessalonica*, sind Populationskreuzungen z. Z. allenfalls für beide Unterarten von *S. congesta* und für *S. cephallenia* subsp. *cephallenia* sinnvoll. Darüber hinaus sind weitere Kreuzungen mit *S. cephallenia* subsp. *epirotica* und *S. thessalonica* subsp. *dictaea* erforderlich.

4. Sektion Suffruticosae

Für die Arten *S. linifolia* und *S. multicaulis* subsp. *multicaulis* und subsp. *stenocalycinae* lassen sich eindeutig verwandtschaftliche Beziehungen feststellen. Doch sind zunächst weitere Kreuzungen von *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* mit den oben genannten Taxa nötig, um auch für die subsp. *genistifolia* die Stellung in diesem Komplex zu klären. Ferner sind hier, wie bei *Silene radicosa* subsp. *radicosa*, Populationskreuzungen von den Unterarten subsp. *multicaulis* und subsp. *genistifolia* erforderlich, da für die Populationen vom Mt. Athos, Pilion-Oros und Dirfis-Oros nicht eindeutig entschieden werden kann, ob bestimmte „Modifikationen" nur phänotypisch oder schon genotypisch bedingt sind.

Darüber hinaus können erst die Ergebnisse der ersten Filialgeneration zeigen, inwieweit die einzelnen Taxa isoliert sind. Für *S. linifolia* und *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina* ist eine Isolation wahrscheinlich schon aufgrund dieser Ergebnisse gegeben.

Um auch die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Taxa beispielsweise zu S. *waldsteinii* und zu den Arten des S. *saxifraga*-Komplexes i. w. S. zu klären, bedarf es weiterer umfangreicher Untersuchungen. Desgleichen ist auch die Stellung von verschiedenen Arten, wie z. B. *Silene falcata, S. schwarzenbergeri,* in dieser Sektion völlig unbekannt.

6. Diskussion

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich bestehen in der Beurteilung des diagnostischen Wertes der Blüten- und Fruchtmerkmale (Kelch, Anthophor, Kapsel) zwischen den einzelnen Autoren und mir nur graduelle Unterschiede. Die Infloreszenz und damit zusammenhängend die Anzahl der Blüten sind dagegen meist zu hoch und der Habitus als Merkmal zu gering bewertet worden. Unter Habitus soll hier der durch Meusel (1970) geprägte Merkmalskomplex verstanden werden. Für Meusel (1970) stellt der Habitus das Sammelergebnis einer sorgfältigen Wuchsformenanalyse dar, das durch morphologische (Sproßfolge und Sproßerneuerung sowie Beblätterung und Bewurzelung) und anatomische Untersuchungen (Verhältnis von verholzten zu krautigen Sproßteilen) in Beziehung zu ökogeographischen Faktoren und Wuchsrhythmik gewonnen wird. In diesem Sinne ist das Habitusmerkmal ein weiteres brauchbares Merkmal zur Kennzeichnung der einzelnen *Silene*-Arten. Unter Umständen kann sogar aufgrund des Habitusmerkmals — zumindest im Rahmen einer ersten Arbeitshypothese — auf engere verwandtschaftliche Beziehungen geschlossen werden. So konnte z. B. für *Silene linifolia* mit Hilfe der Wuchsformenanalyse von der Vermutung ausgegangen werden, daß sie eher mit *Silene multicaulis* als mit *Silene cephallenia* verwandt ist. Auch „*Silene genistifolia*" (*S. multicaulis* subsp. *genistifolia)* war aufgrund des Habitus mehr zum Verwandtschaftskreis von *S. multicaulis* zu rechnen als zu dem von *Silene reichenbachii* (Halácsy 1892, Chowdhuri 1957). Für beide Arten konnten die weiteren Untersuchungsergebnisse die aufgrund des Habitus vermuteten engen Verwandtschaftsbeziehungen bestätigen.

Ein wichtigeres, bisher unterbewertetes Merkmal ist die Struktur der Samenoberfläche. Auf den diagnostischen Wert der Testastruktur ist schon von Autoren wie Bossier (1867), Rohrbach (1868) und Halácsy (1900) (s. auch Tab. 1) hingewiesen worden. Nachfolgende Bearbeiter haben dann dieses Merkmal immer mehr vernachlässigt, was wohl an der schwierigen fotomechanischen Wiedergabe und der sehr abstrakten begrifflichen Darstellung gelegen haben könnte. In den Samenatlanten der angewandten Forschungszweige wie Landwirtschaft und Gartenbau findet sich jedoch in den Darstellungen der Samenoberfläche der taxonomische Wert dieses Merkmals bestätigt. (Entsprechende Abbildungen von *Silene-* und *Melandrium*-Arten siehe Greger 1927 und Heinisch 1955). Systematisch-taxonomisch ist dann dieses Merkmal erst in jüngster Zeit von Wojterska (1969) mit Erfolg für polnische *Cerastium*-Arten angewen-

det worden. Ähnliche Arbeiten von Kowal & Wojterska (1966) an *Dianthus*, Kowal (1966) an *Spergularia* deuten an, daß die Samenoberfläche, speziell die Form der Testazellen, tatsächlich ein weiteres wertvolles taxonomisches Merkmal darstellt. Voraussetzung ist jedoch, daß die Konturen der Testazellen deutlich sichtbar sind. Aus diesem Grund ist auch der Wert des Merkmals nicht ohne weiteres auf andere Gattungen der Caryophyllaceen übertragbar. So ergaben z. B. Untersuchungen von Ball & Heywood (1961) an *Kohlrauschia* und eigene Voruntersuchungen an *Petrorhagia*, daß die Testazellen der Samenoberfläche nicht in der typischen Weise wie z. B. bei *Silene* ausgeprägt sind und dieses Merkmal daher nicht mit dem Erfolg verwendet werden kann.

Für die hier untersuchten Arten und Unterarten der Gattung *Silene* stellt jedoch die Form der Testazellen ein sehr wertvolles diagnostisches Merkmal dar.

Aufgrund eingehender Untersuchungen mit dem REM (SAM) an bisher ca. 40 Arten bzw. Unterarten der Gattung *Silene* konnte einmal die Konstanz dieses Merkmals für die einzelne Art bestätigt und im einzelnen die Anwendbarkeit zumindestens für die mitteleuropäischen *Silene*-Arten sehr wahrscheinlich gemacht werden. Der Wert dieses Merkmals wird noch dadurch erhöht, daß es sich relativ leicht beobachten läßt. Die Testazellen der größeren, undurchsichtigen Samen können mit einem Stereomikroskop bei 100facher Vergrößerung und die der kleineren, meist durchsichtigen mit einem Lichtmikroskop bei geschlossener Stativblende und bei 16- bis 40facher Vergrößnerung gut beobachtet werden.

Während die Forderung nach einem objektiven Merkmalskomplex hiermit erfüllt werden konnte, müssen hinsichtlich der genauen Kenntnis der Variabilität — speziell beim *Silene multicaulis*-Komplex — noch weitere Untersuchungen abgewartet werden. Die z. B. durch Blattgröße und Form der Testazellen abweichende Population von *Silene multicaulis* subsp. *genistifolia* vom Pilion-Oros (Griechenland, Nom. Lamia) müßte vielleicht schon als Varietät angesprochen werden (s. S. 57 f.). Besonders für *Silene flavescens*, *Silene thessalonica* und *Silene reichenbachii* konnte eine große Variabilität sehr deutlich gemacht werden. Die übrigen Arten variieren aufgrund ihrer ± fortgeschrittenen ökogeographischen Isolierung weniger als die oben zitierten. Gewisse Unterschiede sind jedoch auch hier zu beobachten. *Silene radicosa* subsp. *rechingeri* variiert beispielsweise stärker als *Silene oligantha*, was wiederum vielleicht mit dem Zeitpunkt der Isolierung zusammenhängen könnte. Ob die Art *Silene oligantha* „älter" ist als *Silene radicosa* subsp. *rechingeri* kann allerdings zum gegenwärtigen Zeitpunkt nur vermutet und muß erst durch weitere Untersuchungen bestätigt werden.

Darüber hinaus soll noch auf die „scheinbare" Variabilität der Fruchtmerkmale (Kelch, Kapsel, Anthophor) hingewiesen werden, da sie oftmals zu Mißverständnissen geführt hat. Gemeint ist die „Notreife" der Kapseln, die dann zu beobachten ist, wenn das entsprechende Herbarexemplar kurz vor

dem natürlichen Ausreifen der Kapseln gesammelt wurde und diese dann durch die nachfolgende Trocknung scheinbar ausreifen. Form und Größe, besonders des Kelches und der Kapsel, und auch das Kapsel-Anthophor-Verhältnis können bei diesen scheinbar ausgereiften relativ deutlich von den natürlich ausgereiften Früchten abweichen. Besonders bei dem *Silene multicaulis*-Komplex und *Silene reichenbachii* sind m. E. zahlreiche Fehlbestimmungen auf diese „scheinbare" Variabilität zurückzuführen.

Mit Hilfe der Einzelergebnisse aus den Kreuzungsversuchen und unter Anwendung der dargestellten Merkmalsgruppen (vor allem Wuchsform, Blütenbereich, Testazellen) und der Kenntnisse von der Variabilität soll nun versucht werden,

1. die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der einzelnen Sektionen in einem Schema darzustellen,

2. eventuell einen Beitrag zur Klärung der Frage nach abgeleiteten oder ursprünglichen Merkmalen innerhalb der Gattung *Silene* zu leisten und die schon bestehenden Meinungen zu diskutieren.

Die Zuordnung der einzelnen Sippen zu den Sektionen entspricht im wesentlichen, wie oben schon gesagt, der Anordnung in der „Flora Europaea". Nur für *S. thessalonica* subsp. *dictaea, S. paeoniensis* und *S. cephallenia* ergab sich eine Umstellung; die Zuordnung von *S. cephallenia* zur Sektion Brachypodae entspricht der von Boissier (1888) und Chowdhuri (1957). Chater & Walters (1964) zitieren zwar auch in der Flora Europaea die Sektion Brachypodae nach Chowdhuri (1955), weichen aber in der Anordnung von *Silene cephallenia* und *Silene paeoniensis,* die sie beide zur Sektion Suffruticosae stellen, von der Sektionsuntergliederung von Boissier und Chowdhuri ab.

1. Für die hier in den drei Sektionen behandelten Arten sollen im folgenden die verwandtschaftlichen Beziehungen kurz besprochen, erläutert und durch eine schematische Darstellung verdeutlicht werden:

Sektion Sclerocalycinae (s. Abb. 23 a)

Beim *S. reichenbachii-S. radicosa*-Formenkreis ist *S. reichenbachii* als Ausgangssippe anzusehen, von der sich sehr wahrscheinlich im Verlauf der raum-zeitlichen Differenzierung die geographisch vikariierenden Sippen *S. oligantha* (Thessalischer Olymp) und *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa* (Insel Euboea) und die ökologisch (niedrigere Temperatur, Serpentin) vikariierende Sippe *S. radicosa* subsp. *rechingeri* (Mt. Pindos) herausgebildet haben. Alle Arten gehören zur Krautschicht der griechischen Schwarzföhrenwälder (nach Horvat u. a. 1974) mit *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* und *Abies borisii-regis* und/oder *Abies cephalonica.* Nach den Bodenansprüchen sind alle Arten — z. T. auch als Vertreter der „Gesteinsschuttflur" — als kalkliebend und auch serpentinhold zu bezeichnen. Von den beiden ökologisch stärker spezialisierten Unterarten subsp. *rechingeri* und subsp. *pseudoradicosa*

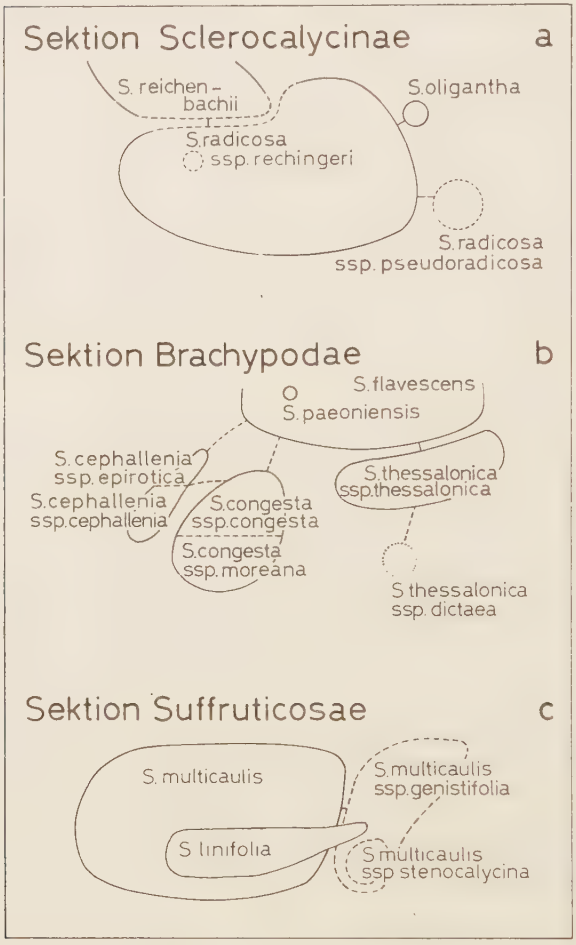


Abb. 23. Schematische Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen und der Areale. ——— Arten, - - - - Unterarten.

konnte die schon von Rechinger (1961) als serpentinstet bezeichnete subsp. *pseudoradicosa* von Krause et al. (1963) als Serpentinophyt (s. auch Horvat 1974) eingestuft werden, während die subsp. *rechingeri* bisher nur als serpentinhold bezeichnet werden kann.

Sektion Brachypodae (s. Abb. 23 b)

S. flavescens bildet zusammen mit den geographisch vikariierenden Arten *S. cephallenia*, *S. congesta* und *S. thessalonica* und der ökologisch (Silikat) vikariierenden Art *S. paeoniensis* einen Verwandtschaftskomplex. Alle Arten

gehören den Kalk-Felsspaltenfluren (Horvat 1974) an, aber auch Substrate wie Konglomeratfelsen (*S. congesta, S. thessalonica*) und Silikatfelsen (*S. paeoniensis,* z. T. *S. favescens*) waren zu beobachten. Die unterschiedliche Anpassung an die standörtlich verschiedenen Felsspalten kann am besten nach dem Schema von Davis (1951) „Diagram of the main chasmophyte habitats in Palestine" dargestellt werden:

Ledge	—
Step-crevice	*S. flavescens*
	S. thessalonica
	S. paeoniensis
Overhanging rock	*S. cephallenia*
	S. congesta
Vertical rocks	*S. congesta*
	S. cephallenia
	(S. flavescens)
	(S. thessalonica)
Pavement	*S. thessalonica*
	S. flavescens
Sloping rocks	—

S. flavescens und *S. thessalonica* sind danach die beiden am wenigsten ökologisch spezialisierten Arten, wobei *S. flavescens* das größere Areal einnimmt. *S. cephallenia* s. l. sowie *S. thessalonica* subsp. *dictaea* müssen aufgrund ihrer ökologisch-geographischen Standorte (s. S. 17) als stark isolierte Sippen angesehen werden. Im Vergleich dazu sind beide Unterarten von *S. congesta* in ihrer Arealgröße noch nicht so eingeengt und auch in ihren ökologischen Ansprüchen nicht so spezialisiert. *S. congesta* subsp. *congesta* ist vermutlich deshalb und auch wegen der morpholgischen Merkmalsausprägung (drüsige Behaarung, runde Kapselform) und der teilweise zu beobachtenden Anthophorlänge (s. Abb. 13b 11.) als die Ausgangssippe für beide Unterarten von *S. cephallenia* anzusehen, während *S. paeoniensis* sich als sehr isolierte Sippe wohl aus *S. flavescens* herausdifferenziert hat. Die Abstammung von *S. cephallenia* von *S. paeoniensis* ist dagegen m. E. als hypothetisch anzusehen und wird hier nur vollständigkeitshalber diskutiert und auch im Schema angedeutet. Eine abschließende und eindeutige Antwort kann hier nicht gegeben werden. Auch die periphere Lage des Areals von *S. cephallenia* s. l. im Verhältnis zum Areal von *S. congesta* spricht dafür, daß sich an der Grenze eines zunächst größeren Areals diese beiden Unterarten in ökologischen Nischen herausgebildet haben.

Die isolierte Stellung von *S. thessalonica* subsp. *dictaea* ist wahrscheinlich mit dem Rückgang der Waldvegetation auf den verschiedenen Ägäischen Inseln und der damit verbundenen Veränderung der ökologischen Bedingungen zu erklären. Da auch aus neuerer Zeit *S. thessalonica* subsp.

thessalonica von den Inseln Thasos und Lesbos bekannt ist, wäre es interessant festzustellen, ob diese eventuell noch auf den Sporaden, Euboea, Samothrake und Samos (nach Rech. 1949, Karte der Höhenstufen der Vegetation) verbreitet ist, um eventuell aufgrund neuerer Angaben das Areal von *S. thessalonica* subsp. *thessalonica* noch deutlicher an das der subsp. *dictaea* anzuschließen.

Sektion Suffruticosae (s. Abb. 23 c)

Aufgrund der morphologischen Untersuchungsergebnisse (s. z. B. Abb. 12a, b, e, f, i, k) konnte nachgewiesen werden, daß *S. multicaulis* nicht auf Italien beschränkt ist — wie ursprünglich u. a. von Rechinger (1951) angenommen worden ist — sondern sich auch über Griechenland erstreckt.

Auch Vierhapper (1906) hatte schon die Ansicht vertreten, daß die illyrische Sippe von *S. multicaulis* mit der italienischen identisch ist. Darüber hinaus konnten auch Markgraf (1970), Witte (1965) u. a. bestehende Beziehungen in der Flora und Fauna zwischen Italien und Jugoslawien/Albanien aufzeigen.

Innerhalb Griechenlands ist *S. multicaulis* die Ausgangssippe für die geographisch vikariierende subsp. *genistifolia*. *S. linifolia* und *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina* stellen jeweils zu *S. multicaulis* und *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* ökologisch vikariierende Sippen dar.

Alle Arten sind ebenfalls Vertreter der griechischen Schwarzföhrenwälder (s. oben), und zwar sind die Unterarten subsp. *multicaulis* und subsp. *genistifolia* der Krautschicht und *S. linifolia* sowie *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina* den Felsspaltenfluren zuzurechnen. Hinsichtlich der Bodenansprüche sind die subsp. *multicaulis* und die subsp. *genistifolia* — z. T. auch als Vertreter der Gesteinsschuttfluren — kalkliebend und im Falle von *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina* serpentinstet. Die subsp. *stenocalycina* kann deshalb, wie *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa*, als Serpentinophyt (s. S. 35) bezeichnet werden, zumal sie nicht nur in Felsspalten, sondern auch auf Serpentinverwitterungsböden in Hanglage beobachtet werden konnte.

Zusammenfassend läßt sich für die behandelten Taxa der drei Sektionen feststellen, daß es sich wohl um phylogenetisch alte Formenkreise handelt, deren Aufgliederung in vergangenen Zeiträumen erfolgte. Bei der Sippendifferenzierung hat die geographische, aber auch ökologische Vikarianz eine bedeutende Rolle gespielt, d. h. die in einem bestimmten, relativ eng umgrenzten Areal verbreiteten Sippen müssen stets als das Ergebnis ihrer genetischen Konstitution und der Umwelt betrachtet werden[6]. Entsprechend

[6] Vgl. dazu die Verbreitungskarten 1a, 2a und 3a, in denen die klimatischen Bedingungen der jeweiligen Bereiche der Balkanhalbinsel durch Schraffuren dargestellt sind. Für die einzelnen Arten und ihre Areale können so die klimatischen Verhältnisse direkt abgelesen und verglichen werden. So kann z. B., speziell für

der von Rechinger (1961, S. 196 ff.) vorgenommenen Zusammenfassung der vikariierenden Arten mediterraner Formenkreise zu den wichtigsten Arealtypen kann hier für die Sektionen Sclerocalycinae und Brachypodae eine NS-Gliederung und für die Sektion Suffruticosae eine EW-Gliederung innerhalb der Balkanhalbinsel festgestellt werden.

Von den hier untersuchten 10 Arten und 7 Unterarten sind im Sinne von Meusel et al. (1965) 8 als Lokalendemiten einzustufen. Nach der Entstehungsart wären sie mit Favarger & Contandriopoulos (1961) als Schizoendemiten zu bezeichnen, wobei der Begriff eine langsam voranschreitende Differenzierung zum Ausdruck bringt. Den von beiden Autoren in diesem Zusammenhang zitierten Terminus von Valenine & Löve (1958) der „gradual speciation" halte ich in diesem Zusammenhang aber nicht für sinnvoll, da bei den von ihnen angeführten Beispielen der Raum-Zeitfaktor (bei *Silene maritima* und *Silene cucubalus)* unterbewertet und wahrscheinlich auch von polyploiden (im Gegensatz zu diploiden!) Sippen (bei *Melandrium)* ausgegangen wurde.

Auf eine florengeschichtliche Analyse der hier untersuchten Arten und Unterarten soll verzichtet werden, da ich mit Lang (1970) der Meinung bin, daß zur Vermeidung von Zirkelschlüssen sichere Ergebnisse im Hinblick auf die Florengeschichte nur von paläontologischen Untersuchungen erwartet werden dürfen, nicht aber von vergleichend-aerealkundlichen. Wenn nämlich die heutigen Verbreitungsverhältnisse aus der Florengeschichte verstanden werden sollen, dann dürfen diese nicht selbst zu ihrer Aufdeckung herangezogen werden.

Die florengeschichtlichen Untersuchungen (Beug 1967, Bottema 1974, Lang 1970, Schmid 1970 u. a.) und auch die bisherigen Ergebnisse der Paläogeographie (Pfannenstiel 1951, 1954, Creutzburg 1966) sowie die derzeitige Kenntnis über die Sippenentstehung und Sippendifferenzierung (zusammenfassende Darstellungen u. a. bei Stebbins 1974, Grant 1976) lassen insgesamt z. Z. kaum gesicherte Aussagen über die zeitliche Entstehung der hier untersuchten Sippen (Arten und Schizoendemiten) und ihre Arealentwicklung zu.

Dabei soll jedoch nicht der Wert von Darstellungen, wie sie z. B. von Rechinger (1947) vorliegen, die die zeitliche und räumliche Sippendifferenzierung zu deuten versuchen, in Frage gestellt werden. Denn derartige, auf einer umfassenden floristischen Kenntnis beruhenden Ausführungen, sind die Grundlage für eine weitere fruchtbare biosystematische Forschung zur Lösung der genannten Probleme.

2. Die sorgfältigen anatomisch-morphologischen Untersuchungen von Rohweder (1968) an Silenoideen, wie die zusammenfassenden Darstellungen

---

die Arten der Sektion Brachypodae, der klimatische Einfluß auf die Sippendifferenzierung verdeutlicht werden.

von Neumayer (1921), Pax (1927), Janchen (1955) zeigen deutlich, daß die Tribus der Silenoideae aufgrund verschiedener Merkmale (Kelchröhre, anastomosierende Nerven des Kelches u. a.) als abgeleitet gegenüber den Dianthoideae angesehen werden kann.

In diesem Zusammenhang kann die z. B. auch schon von Janchen (1955) als abgeleitetes Merkmal angeführte „lange Blütenröhre" bestätigt werden. Sowohl in der Sektion Brachypodae als auch in der Sektion Suffruticosae ist mit der Sippendifferenzierung im Verlauf der Evolution eine Verlängerung des Anthophors zu beobachten (s. Abb. 13c 12—15). Auch aus anderen, hier nicht untersuchten Sektionen, lassen sich dafür Beispiele anführen. Als Erklärung wäre folgende Hypothese denkbar: infolge fortschreitender Sippendifferenzierung schrumpften die Areale und wurden auch gleichzeitig an Individuen ärmer. Dies führte zu einer verringerten „Massenattraktivität" hinsichtlich der Bestäuber, die durch eine verstärkte „Individualattraktivität" hinsichtlich spezialisierterer Bestäuber (vermehrte Nektarproduktion durch den längeren Anthophor) ausgeglichen werden mußte.

Bei der beobachteten und hier schon dargestellten Variabilität der Infloreszenzausbildungen (s. S. 8) ist dieses Merkmal m. E., im Gegensatz zu Chowdhuri (1957), ungeeignet, Arten als ursprünglich oder abgeleitet zu beurteilen. Dagegen sind Diözie (z. T. bei *S. multicaulis* subsp. *multicaulis)* und Autogamie (bei *S. thessalonica)* unzweifelhaft als abgeleitete Merkmale anzusehen. Fragwürdig erscheint mir auch der von Chowdhuri (1957) geschaffene Gegensatz: „vielsamige Kapseln sind primitiver als Kapseln mit wenigen Samen"; denn die Anzahl der Samen hängt von der Samen- und der Kapselgröße ab und beide Größen schwanken innerhalb einzelner Arten, so daß dieses Merkmal kein zusätzliches Kriterium für eine Unterscheidung ursprünglicher bzw. abgeleiteter Arten innerhalb einer Sektion — wie es Chowdhuri (1957) beabsichtigte — liefern kann.

Zusammenfassend kann man sagen, daß es zur Lösung des Problems der Sippendifferenzierung und der phylogenetischen Fragestellung hinsichtlich der Merkmalsausprägung weiterer umfangreicher sektions- und arealübergreifender (angrenzende Areale der Balkanhalbinsel) Untersuchungen bedarf, bevor eindeutigere und breiter fundierte Aussagen zu den eingangs gestellten Problemen (s. S. 2) bei den Silenoiden gemacht werden können.

Insbesondere sind umfangreiche Untersuchungen — wie sie z. B. schon für *S. maritima* und *S. vulgaris* von Marsden-Jones & Turrill (1957) vorliegen — für die Sektionen Siphonomorpha (*S. italica*-Gruppe), Inflatae *(S. vulgaris*-Gruppe der Balkanhalbinsel) und Suffruticosae *(S. saxifraga*-Gruppe) nötig.

Zusammenfassung

Ziel der Untersuchung war es,

— einen objektiven Merkmalskomplex zu schaffen, nach dem die einzelnen

Silene-Arten möglichst eindeutig systematisch-taxonomisch identifiziert werden können und

— verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb bestimmter Sippenkomplexe zu erforschen und aufzuzeigen.

Diese Zielsetzung sollte mit Hilfe von biosystematischen Untersuchungsmethoden (Geländebeobachtungen, Kultur- und Kreuzungsversuchen, morphologischen, cytologischen und palynologischen Untersuchungen) erreicht werden.

Die schon bekannte Bedeutung der Blüten- und Fruchtmerkmale (Kelchform, Kelchadern, Antophor, Kapsel) konnte bestätigt und erweitert werden. Dagegen ist der diagnostische Wert des Infloreszenzmerkmals niedriger und der der Wuchsform höher zu bewerten. Die Form der Testazellen wurde als neues, entscheidendes diagnostisches Merkmal zur Unterscheidung von Arten und Unterarten der Gattung *Silene* dargestellt.

Die cytologischen Befunde lassen keine Rückschlüsse auf die systematische Stellung der einzelnen Taxa zu. Die hier untersuchten Arten sind einheitlich diploid mit 2n = 24 Chromosomen. Für *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* und für *S. congesta* subsp. *congesta* wird hier erstmals die Chromosomenzahl mit 2n = 24 angegeben.

Aufgrund der Oberflächenstruktur des Pollens (Tectums) lassen sich zwei Typen unterscheiden. Wenn auch geringfügige Unterschiede (Zahl und Größe der Aperturen) zu beobachten sind, so können diese jedoch nicht systematisch-taxonomisch ausgewertet werden.

In den Jahren 1972—1975 konnten mit den meisten der hier untersuchten Taxa zahlreiche Kreuzungsversuche durchgeführt werden. Die Kreuzungen wurden nach dem Samenansatz der Parentalgeneration (fertil, steril) beurteilt, da die F_1-Generation aus Platz- und Zeitgründen nicht ausgesät werden konnte.

Aus diesen und den morphologischen Untersuchungsergebnissen lassen sich zusammenfassend für die 3 Sektionen und die jeweiligen Arten folgende verwandtschaftliche Beziehungen darstellen:

1. Sektion Sclerocalycinae: Beim *S. reichenbachii-S. radicosa*-formenkreis ist *S. reichenbachii* als Ausgangssippe anzusehen, aus der sich wahrscheinlich im Verlauf der raum-zeitlichen Differenzierung die geographisch vikariierenden Sippen *S. oligantha* (Griechenland, Thessalischer Olymp) und *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa* (Griechenland, Ins. Euboea) und die ökologisch vikariierende Unterart *S. radicosa* subsp. *rechingeri* (Griechenland, Pindos-Geb.) herausgebildet haben.

Das Areal von *S. reichenbachii* erstreckt sich hauptsächlich über Teile von Jugoslawien und das der *S. radicosa* über Südalbanien, Zentralgriechenland und Peloponnes.

Die subsp. *pseudoradicosa* konnte als Serpentinophyt bestätigt und die subsp. *rechingeri* als serpentinhold vermutet werden. *S. radicosa* subsp. *rechingeri* wurde als neue Unterart beschrieben.

2. Sektion Brachypodae: *S. flavescens* bildet zusammen mit den geographischen vikariierenden Arten *S. cephallenia*, *S. congesta* und *S. thessalonica* und der ökologisch vikariierenden Art *S. paeoniensis* einen Verwandtschaftskomplex, von dem wahrscheinlich die Sippendifferenzierung von *S. flavescens* und *S. congesta* ausgegangen ist.

Alle Arten gehören den Felsspaltenfluren an.

S. dictaea (Griechenland, Kreta) konnte als Unterart der *S. thessalonica* (Griechenland, Makedonien) zugeordnet werden.

Für *S. congesta* konnte der Typus (Zentralgriechenland, Delphi) identifiziert und für den Peloponnes die Unterart subsp. *moreana* neu beschrieben werden. Die griechische Festlandssippe (Westgriechenland) von *S. cephallenia* konnte von der Inselsippe (Ins. Kephallinia) unterschieden und als *S. cephallenia* subsp. *epirotica* neu beschrieben werden. *S. paeoniensis* wurde aufgrund gemeinsamer morphologischer Merkmale dieser Sektion zugeordnet.

Sektion Suffruticosae: Die Populationen von *S. multicaulis* aus Jugoslawien und Griechenland sind eindeutig mit *S. multicaulis* aus Italien identisch. Innerhalb Griechenlands ist *S. multicaulis* die Ausgangssippe für die geographisch vikariierende Unterart subsp. *genistifolia*. *S. linifolia* und *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina* stellen jeweils zu subsp. *multicaulis* und subsp. *genistifolia* ökologisch vikariierende Sippen dar.

Aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit erschien der Artrang für *S. genistifolia* nicht mehr gerechtfertigt. Das abweichende Verhältnis von Kapsel zu Anthophor, die Form der Testazellen und auch die geographische Verbreitung (östliches Griechenland, Ins. Euboea) charakterisieren die neue Unterart. Auch für *S. stenocalycina* war der Artrang aufgrund der Ähnlichkeiten mit subsp. *genistifolia* nicht vertretbar. Andererseits rechtfertigen aber die morphologischen Unterschiede (Anthophor, Kapsel) und die abweichenden ökologischen Ansprüche (Serpentinophyt) eine eigene Stellung als *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina*.

Durch weitere Untersuchungen (Populationskreuzungen, F_1-Fertilität oder -Sterilität) sind speziell die Arten *S. radicosa*, *S. congesta*, *S. thessalonica*, *S. cephallenia* und *S. multicaulis* weiter zu untersuchen. Darüber hinaus sind die Beziehungen zu Arten oder Unterarten benachbarter Florenregionen vielfach noch völlig ungeklärt.

Summary

The object of the research was

— to develop an objective complex of characteristics in order to identify the

individual *Silene*-species systematically-taxonomically as clearly as possible, and

— to look for and demonstrate species relationships within certain complexes of groups.

Biosystematic methods of research were employed to achieve this object. These included fieldwork and observation, experiments in cultivation and artificial crossbreeding, morphological, cytological and pollinological research.

The already familiar significance of the characteristics of flowers and fruits could be confirmed and extended. The shape of growth however is more important as a criterion of diagnostic value than the less significant inflorescence. The shape of the testa-cells was shown as a new and significant diagnostic criterion to distinguish species and subspecies of the genus of *Silene*.

The systematic position of the individual taxa cannot be concluded from the cytological findings. The species examined in this research are consistently diploid with $2n = 24$ chromosomes. The number of chromosomes of *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* and *S. congesta* subsp. *congesta* are here stated for the first time as $2n = 24$.

Two types can be distinguished on the basis of the surfacestructure of the pollen grains. Though slight differences (in number and size of the apertures) may be noted these cannot be interpreted systematically and taxonomically.

From 1972 until 1975 numerous experiments of artificial crossbreeding could be made with most of the taxa examined here. The crossbreedings were judged by the seed-set of the parental generation (fertile, sterile) as the F_1-generation could not be sown due to lacking space and time. The following summary, showing how the three sections and their respective species are related, is based on the above-mentioned experiments as well as morphological research results:

1. Section Sclerocalycinae: As far as the *S. reichenbachii*-*S. radicosa* complex is concerned, *S. reichenbachii* is to be regarded as the original group out of which the geographically vicarious species *S. oligantha* (Greece, Thessalonian Olymp) and *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa* (Greece, Euboa) and the ecologically vicarious subspecies *S. radicosa* subsp. *rechingeri* (Greece, Mount Pindos) have probably developed in the course of time, differing also according to the environment.

S. reichenbachii is found mainly in parts of Yugoslavia and *S. radicosa* in parts of Southern Albania, middle and central Greece and the Peloponnes.

The subspecies *S. radicosa* subsp. *pseudoradicosa* could be verified as "Serpentinophyt" and *S. radicosa* subsp. *rechingeri* could be presumed as "serpentinhold". *S. radicosa* subsp. *rechingeri* was described here as a new subspecies.

2. Section Brachypodae: *S. flavescens* is related to the geographically vicarious species *S. cephallenia*, *S. congesta*, *S. thessalonica*, and the ecologically vicarious species *S. paeoniensis* in one complex. The distinction within this group of related species probably originated from *S. flavescens* and *S. congesta*.

All these species belong to the crevices.

S. dictaea (Greece, Crete) could be attributed as a subspecies to *S. thessalonica* (Greece, Macedonia).

The type of *S. congesta* (Central Greece, Delphi) could be identified and for the Peloponnes the subspecies *S. congesta* subsp. *moreana* could be described for the first time. The Greek continental group of *S. cephallenia* (Western Greece) could be distinguished from the insular group and be newly described as *S. cephallenia* subsp. *epirotica*. *S. paeoniensis* was attributed to this section because of common morphological characteristics.

3. Section Suffruticosae: The populations of *S. multicaulis* in Yugoslavia and Greece are definitely identical to *S. multicaulis* in Italy. Within Greece *S. multicaulis* is the original group for the geographically vicarious subspecies. *S. multicaulis* subsp. *genistifolia* and *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina* represent ecologically vicarious groups of either *S. multicaulis* subsp. *multicaulis* and *S. linifolia*.

Because of the morphological similarity it no longer appeared justified to rank *S. genistifolia* as a species. The differing relation of capsule: anthophor, the shape of the testa cells and also the geographical spreading characterize the new species (found in Eastern Greece and Euboea). For *S. stenocalycina* too the rank of a species was not justifiable because of the similarity to *S. multicaulis* subsp. *genistifolia*. However the morphological differences (capsule, anthophor) and the differing ecological conditions ("Serpentinophyt") justify a particular position as *S. multicaulis* subsp. *stenocalycina*.

Especially the species *S. radicosa*, *S. congesta*, *S. thessalonica*, *S. cephallenia* and *S. multicaulis* have to be analysed by further research (crossbreedings between populations, F_1-fertility and -sterility). The relations to species or subspecies of neighbouring floral regions are in many cases not yet clear either.

Literaturverzeichnis

Adamović, L. 1899: Kritische floristische Bemerkungen zur Flora von Serbien. — Allg. Bot. Z. 5: 73—74.

Ascherson, P. & Graebner, P. 1929: Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, Vol. 5,2. — Leipzig.

Baker, H. G. 1950: Dioecious *Melandrium* in western North America. — Madroño 10: 218—221.

Ball, P. W. & Heywood, V. H. 1961: The taxonomic separation of the cytological races of *Kohlrauschia prolifera* (L.). Kunth sensu lato. — Watsonia **5:** 113—116.

Béguinot, A. 1917: Di un nuovo ibrido nelle Lychnis del gruppo *Melandrium* e considerazioni sulla gentica delle stesse. — Atti Acad. sci. ven.-trent.-istr. III. **8:** 125—146.

Beug H.-J. 1967: Probleme der Vegetationsgeschichte in Südeuropa. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **80:** 682—689.

Blackburn, K. B. 1928: Chromosome Number in *Silene* and the Neighbouring Genera. — Verh. Int. Kongr. Vererb. Berl., **5** (1927): 439—446.

— 1933: On the Relation between Geographic Races and Polyploidy in *Silene cilicata* Povrr. — Genetica, **15:** 49—66.

Blackburn, K. B. & Morton, J. K. 1957: The incidence of Polyploidy in the Caryophyllaceae of Britain and of Portugal. — New Phytol. **56:** 344—351.

Boissier, E. 1849—1854: Diagnoses Plantarum Orientalium Novarum, Vol. Secundum. — Lipsiae.

— 1854—1859: Diagnoses Plantarum Orientalium Novarum, Vol. tertium. — Lipsiae.

— 1867: Flora Orientalis, Vol. 1. — Basileae.

— 1888: Flora Orientalis, Supplementum. — Genevae et Basileae.

Bornmüller, J. 1925: Über eine neue *Silene* der Flora Mazedoniens. — Mitt. Thür. Bot. Ver. N.F. **36:** 44—45.

— 1928: Ergebnis einer botanischen Reise nach Griechenland. — Feddes Repert. **25:** 161—203.

Bottema, S. 1974: Late Quaternary Vegetation History of Northwestern Greece. — Groningen.

Braun, H. 1843: Beitrag zur Feststellung natürlicher Gattungen unter den Sileneen. — Flora N.R. 349—363 und 365—388.

Chater, A. O. & Walters, S. M. 1964: *Silene*. — In: Flora Europaea, Vol. 1. — Cambridge.

Chowdhuri P. K. 1957: Studies in the Genus *Silene*. — Notes R.B.G. Edinb. **22:** 221—278.

Coode, M. J. E. & Cullen, J. 1966: *Silene* L. — In: Davis, P. H. (Ed.): Flora of Turkey, Vol. 2. — Edinburgh.

Correns. C. 1904: Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **22:** 506—517.

Crang, R. E. & Dean, H. L. 1971: An intergeneric hybrid in the Sileneae (Caryophyllaceae). — Bull. Torr. Bot. Club **98:** (4) 214—217.

Creutzburg, N. 1966: Die Südägäische Inselbrücke. — Erdkunde **20:** 20—30.

Damboldt, J. & Phitos, D. 1966: Ein Beitrag zur Zytotaxonomie der Gattung *Silene* L. in Griechenland. — Österr. Bot. Z. **113:** 169—175.

— —1968: Zur Cytotaxonomie einiger Arten der Gattung *Silene* L. (Caryophyllaceae). — Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg **105:** 44—51.

— — 1970: Beiträge zur Flora Ionica. II. Bemerkungen zu einigen *Silene*-Arten aus Griechenland. — Österr. Bot. Z. **118:** 341—352.

Davis, P. 1951: Cliff Vegetation in the Eastern Mediterranean. — J. Ecol. **39:** 63—93.

Ehrendorfer, F. 1958: Ein Variabilitätszentrum als „fossiler" Hybrid-Komplex: Der ost-mediterrane *Galium graecum* L. — *G. canum* Req.-Formenkreis. Eine Monographie. (Zur Phylogenie der Gattung *Galium* IV). — Österr. Bot. Z. **105:** 229—279.

— 1971: Evolution and ecogeographical differentiation in some South-West Asia-

tiac Rubiaceae. — In: P. H. Davis et al. (eds.): Plant life of South-West Asia, pp. 195—215. — Aberdeen.

Favarger, C. & Contandriopoulos, J. 1961: Essai sur l'endemisme. — Ber. Schweiz. Bot. Ges. **71:** 384—408.

Fenzl: In: Endlicher, St. 1839: Genera Plantarum secundum Ordines Naturales. Vol. II. — Vindobonae.

Gärtner, C. E. v. 1849: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. — Stuttgart.

Godron, D. A. 1847: Observations critiques sur l'Inflorescence considérée comme base d'un arrangement méthodique des espèces du Genre *Silene*. — Mem. Soc. Sci. 1—43. — Nancy.

Grant, V. 1976: Artbildung bei Pflanzen. — Berlin—Hamburg.

Greger, J. 1927: Mikroskopie der landwirtschaftlichen Unkrautsamen. — Berlin.

Halácsy, E. v. 1892: Beiträge zur Flora der Balkanhalbinsel. — Österr. Bot. Z. **11/12:** 1—9.

— 1900: Conspectus Florae Graecae. Vol. 1. — Lipsiae.

Heinisch, O. 1955: Samenatlas. — Berlin.

Heldreich, Th. de 1882: Flore de l'île de Cephalonie. — Lausanne.

Horvat, I., Glavac, V. & Ellenberg, H. 1974: Vegetation Südosteuropas. — Stuttgart.

Janchen, E. 1955: Naturgemäße Anordnung der mitteleuropäischen Gattungen der Silenoideae. — Österr. Bot. Z. **102:** 381—386.

Kowal, T. 1966: Studia systematyczne nad nasionami rodzajow Delia Dum., *Spergula* L. i *Spergularia* Presl. — Monogr. Bot., Warszawa **21:** 245—270.

Krause, W., Ludwig, W. & Seidel, F. 1963: Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. — Bot. Jahrb. Syst. **82:** 337—403.

Kruckeberg, A. R. 1954: Chromosome numbers in *Silene* I. (Caryophyllaceae). — Madroño **12:** 238—246.

— 1960: Chromosome numbers in *Silene* II. (Caryophyllaceae). — Madroño **15:** 205—215.

— 1961: Artificial Crosses of Western North American Silenes. — Brittonia **13:** 305—333.

— 1962: Intergeneric Hybrids in the Lychnideae (Caryophyllaceae). — Brittonia **14:** 311—321.

— 1964: Artificial Crosses involving Eastern North American Silenes. — Brittonia **16:** 95—105.

Lang, G. 1970: Florengeschichte und mediterran-mitteleuropäische Florenbeziehungen. — Feddes Repert. **81:** 315—335.

Markgraf, F. 1970: Floristische Stellung und Gliederung Albaniens. — Feddes Repert. **81:** 215—222.

Marsden-Jones, E. M. & Turrill, W. B. 1957: The bladder Campions. — London.

Melzheimer, V. 1974: Bemerkungen zur Cytologie einiger Arten der Gattung *Silene* L. von der Balkan-Halbinsel. — Candollea **29:** 337—343.

— 1975: Pollensystematische Untersuchungen in der Gattung *Silene* L. (Caryophyllaceen). — Bot. Jahrb. Syst. **95:** 215—225.

Meusel, H. 1970: Wuchsformenreihen mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Taxa. — Feddes Repert. **81:** 41—59.

Meusel, H., Jäger, E. & Weinert, E. 1965: Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. — Jena.

Meusel, H. & Mühlberg, H. 1971: Silenoideae. — In: Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa Vol. 3,2. Lief. 7. — München.

Mitchell, R. S. & Uttal, L. J. 1969: Natural hybridization in Virginia *Silene* (Caryophyllaceae) — Bull. Torr. Bot. Club **96:** 544—549.

Neumayer, H. 1921: Die Frage der Gattungsabgrenzung innerhalb der Silenoideen. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **72:** (53)—(59).

Newton, W. C. F. 1931: Genetical Experiments with *Silene otites* and related Species. — J. Genet. **24:** 109—120.

Otth, A. 1824 *Silene*. — In: De Candolle, A. P. 1824: Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis Vol. 1. — Paris.

Pax, F. 1927: Zur Phylogenie der Caryophyllaceen — Bot. Jahrb. Syst. **61:** 223—241.

Pax, F. & Hoffmann, K. 1934: Caryophyllaceae. — In: Engler, A. & Harms H. 1934: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Vol. 16c. — Leipzig.

Pfannenstiel, M. 1951: Quartäre Spiegelschwankungen des Mittelmeeres und des Schwarzen Meeres. — Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich **96:** 81—102.

— 1954: Die Schwankungen des Mittelmeerspiegels als Folge der Eiszeiten. (Freiburger Rektoratsrede am 15. 5. 1954.) — Freiburg.

Phitos, D. 1967: Florula Sporadum. — Phyton **12:** 102—149.

Rechinger, fil. K. H. 1943: Flora Aegaea. — Akad. Wiss. Wien., Math.-Nat. Kl. Denkschr. **105**/1.

— 1947: Der Polymorphismus in der ägäischen Flora. — Österr. Bot. Z. **94:** 152—234.

— 1949: Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Ägäis I und II. — Vegetatio **2:** 1—119 und 239—308.

— 1961: Die Flora von Euboea. — Bot. Jahrb. Syst. **80:** 294—465.

Rechinger, fil. K. H. & Rechinger-Moser, F. 1951: Phytogeographia Aegaea. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. **105:** 1—208.

Rohrbach, P. 1968: Monographie der Gattung *Silene*. — Leipzig.

Rohweder, O. 1967: 3. Blütenentwicklung und Blütenbau bei Silenoideen (Caryophyllaceae). Bot. Jahrb. Syst. **86:** 130—185.

Runemark, H. 1969: Reproductive Drift, a Neglected Principle in Reproductive Biology. — Bot. Not. **122:** 90—129.

Schmid, E. 1970: Die Abgrenzung der Vegetationsgürtel im Mittelmeergebiet. — Feddes Repert. **81:** 203—213.

Shishkin, B. K. 1936: Caryophyllaceae. — In: Komarov, V. L. (Ed.): Flora of the U.S.S.R., Vol. 6, Centrospermae. (engl. Übersetzung von 1970) — Jerusalem.

Smith, J. E. 1806: In: Sibthorp, J. & Smith, J. E.: Florae Graecae Prodromus Vol. 1. — London.

Stebbins, L. G. 1974: Flowering Plants. Evolution above the Species Level. — Massachusetts.

Strid, A. 1970: Biosystematics of the *Nigella arvensis* Complex. — Opera. Bot. **28.**

— 1970: Studies in the Aegean Flora. XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* Complex. — Opera Bot. **28.**

Stubbe, H. 1966: Genetik und Zytologie von *Antirrhinum* L. sect. *Antirrhinum*. — Jena.

Troll, W. 1964: Die Infloreszenzen, Vol. 1. — Stuttgart.

Turill, W. B. 1929: The Plant-Life of the Balkan Peninsula. A Phytogeographical Study. — Oxford.

Valentine, D. H. & Löve, A. 1958: Taxonomie und Biosystematic Categories. — Brittonia **10:** 153—166.

Vierhapper, F. 1906: Aufzählung der von Prof. Dr. O. Simony im Sommer 1901 in Südbosnien gesammelten Pflanzen. — Mitt. Naturwiss. Vereins Univ. Wien **4:** 36—76.

Weberbauer, A. 1898: Beiträge zur Anatomie der Kapselfrüchte. — Bot. Centralbl. **73:** 1—52.

Williams, F. N. 1896: A Revision of the Genus *Silene* Linn. — J. Linn. Soc. London (Bot.) **32:** 1—196.

Willkomm, M. 1853: Observationes Generales de Genere *Silene*. — Iconogr. Descr. Pl. Nov. Crit. Eur.-Austro.-Occ. p. 71—78.

Witte, G. R. 1965: Ergebnisse neuer biogeographischer Untersuchungen zur Verbreitung transadriatischer Faunen- und Floren-Elemente. — Bonner Zool. Beitr. **16:** 166—248.

Wojterska, H. 1969: Systematic Studies on Morphology and Anatomy of Seeds and Fruits of Polish Species of the Genus *Cerastium* L. — Prace Komis. Biol. **32:** 7 (1—31).

Bei der Schriftleitung eingegangen am 29. April 1976.

Anschrift des Verfassers:

Dr. V. Melzheimer, Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin, Altensteinstraße 6, D-1000 Berlin 33.

Lebenslauf

Am 23. 10. 1939 wurde ich in Berlin-Charlottenburg als Kind des Johann Gosslar und seiner Ehefrau Ruth geb. Ostmann geboren. Nach der Wiederverheiratung meiner Mutter hat mich mein Stiefvater Werner Melzheimer adoptiert.

IV. 1945—III. 1956 Besuch der Volksschule in Sangerhausen und Berlin und der 4. Oberschule Technischen Zweiges in Berlin;

IV. 1956—III. 1958 Gärtnerlehre;

IV. 1958—IX. 1959 praktische Tätigkeit als Gärtner;

X. 1959—VII. 1962 Besuch der Lehr- und Forschungsanstalt für Gartenbau in Berlin-Dahlem, Fachrichtung Blumen- und Zierpflanzenbau;

VIII. 1962—IX. 1965 Freie berufliche Tätigkeit als Ingenieur grad. für Gartenbau;

X. 1965 Beginn des Studiums an der Freien Universität Berlin in den Fächern Biologie und Geographie;

VI. 1967 Erwerb der Hochschulreife;

IX. 1971 Erste (wissenschaftliche) Staatsprüfung für das Amt des Studienrats;

Ab II. 1972 Wissenschaftlicher Assistent im Bereich des Instituts für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin.

Seit dem 7. April 1972 bin ich mit Gertraud Melzheimer geb. Hagel verheiratet.